

ARCHIV
FÜR
MIKROSKOPISCHE ANATOMIE
UND
ENTWICKLUNGSMECHANIK

FORTSETZUNG VON
ROUX'S ARCHIV FÜR ENTWICKLUNGSMECHANIK
UND
SCHULTZE-WALDEYER-HERTWIG'S
ARCHIV FÜR MIKROSKOPISCHE ANATOMIE

HERAUSGEGEBEN VON
WILHELM ROUX

UNTER MITWIRKUNG VON
H. BRAUS UND H. SPEMANN

101. BAND
MIT 284 TEXTABBILDUNGEN UND 5 TAFELN



BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1924

THE
CENTRAL BOARD OF
FINANCIAL INSTITUTIONS

OFFICE OF THE SECRETARY
WASHINGTON, D. C.

1934

REPORT OF THE SECRETARY
FOR THE YEAR 1934

AND
OF THE BOARD OF FINANCIAL INSTITUTIONS

FOR THE YEAR 1934

AND
OF THE BOARD OF FINANCIAL INSTITUTIONS

FOR THE YEAR 1934

AND
OF THE BOARD OF FINANCIAL INSTITUTIONS

FOR THE YEAR 1934

Se
Fe
Gu
Ra
Gu
Go
Se
Re
Sa
Sp
K
B

Inhalt des hundertundersten Bandes

Erstes bis drittes Heft

Ausgegeben am 8. März 1924

| | Seite |
|---|-------|
| Schemlnzky, F. und Fritzl Gauster , Beiträge zur physikalisch-chemischen Biologie der Forellenentwicklung. I. Mitteilung: Die Schädigung der Membran des Forelleneies durch den elektrischen Strom. Mit 20 Textabbildungen | 1 |
| Felleine-Gurwitsch, Lydia , Die Verwertung des Feldbegriffes zur Analyse embryonaler Differenzierungsvorgänge. Mit 7 Textabbildungen . . . | 40 |
| Gurwitsch, A. , Vorbemerkungen zu nachstehender Arbeit Dr. W. Rawin's | 53 |
| Rawin, W. , Weitere Beiträge zur Kenntnis der mitotischen Ausstrahlung und Induktion. Mit 2 Textabbildungen und 10 Diagrammen | 53 |
| Gumbel, E. J. und Walter Landauer , Statistische Untersuchungen über Korrelation und Symmetrie bei Echinoideenpluteis. Mit 11 Textabbildungen | 62 |
| Goldschmidt, Richard , unter Mitarbeit von Seiler, J. und H. Poppelbaum , Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation. I. Mit 154 Textabbildungen und Tafel I—V | 92 |
| Schulze, Werner , Weitere Untersuchungen über die Wirkung inkretorischer Drüsensubstanzen auf die Morphogenie. III. Über die Sprengung der Harmonie der Entwicklung. Mit 27 Textabbildungen. | 338 |
| Romels, Benno , Histologische Untersuchungen zur Analyse der Wirkung der Schilddrüsenfütterung auf Froschlarven. 2. Die Beeinflussung der Entwicklung der vorderen Extremität und des Brustschulterapparates. Mit 21 Textabbildungen | 382 |
| Sammelreferat Geilborn, Ernst , Physiologische Untersuchungen an Spermatozoen und Eiern. Ein Beitrag zum Befruchtungsproblem. Mit 1 Textabbildung | 437 |
| Spek, Josef , Kritisches Referat über die neueren Untersuchungen über den physikalischen Zustand der Zelle während der Mitose. | 444 |
| Kleine Mitteilungen. Schmidt, W. J. , Nachtrag zum Aufsatz: Mehrfaserige (polyine) subepitheliale Muskelzellen bei Hydromedusen (Carmarina) | 455 |
| Berichtigung | 458 |

Viertes Heft

(Enthaltend Arbeiten aus dem Institut für allg. Biologie und exp. Morphologie
der Karls-Universität in Prag)

Ausgegeben am 7. April 1924

| | Seite |
|--|-------|
| Růžicka, Vlad., Beiträge zum Studium der Protoplasmahysteresis und der hysteretischen Vorgänge. (Zur Kausalität des Alterns.) I. Die Protoplasmahysteresis als Entropieerscheinung | 459 |
| Bauer, Erwin, Beiträge zum Studium der Protoplasmahysteresis und der hysteretischen Vorgänge. (Zur Kausalität des Alterns.) II. Die physikalischen Voraussetzungen der hysteretischen Veränderungen. Mit 1 Textabbildung | 483 |
| Bergauer, Vlad., Beiträge zum Studium der Protoplasmahysteresis und der hysteretischen Vorgänge. (Zur Kausalität des Alterns.) III. Über den Einfluß der inneren Sekretion auf die hysteretischen Prozesse. Mit 6 Textabbildungen | 489 |
| Vejnarová, E., Beiträge zum Studium der Protoplasmahysteresis und der hysteretischen Vorgänge. (Zur Kausalität des Alterns.) IV. Über Protoplasmahysteresis bei Entzündungsvorgängen. Mit 1 Textabbildung | 499 |
| Svoboda, Alois, Beiträge zum Studium der Protoplasmahysteresis und der hysteretischen Vorgänge. (Zur Kausalität des Alterns.) V. Hysteresis während des Hungerns. Mit 3 Textabbildungen | 504 |
| Bergauer, Vladimír, Beiträge zum Studium der Protoplasmahysteresis und der hysteretischen Vorgänge. (Zur Kausalität des Alterns.) VI. Über die Ursachen des entgegengesetzten Verlaufs der $[H^+]$ und der Stabilitätsänderung der Kolloide bei diassimilatorischen Vorgängen, hervorgerufen durch Hyperthyreoidismus | 508 |
| Hájek, Fr., Beiträge zum Studium der Protoplasmahysteresis und der hysteretischen Vorgänge. (Zur Kausalität des Alterns.) VII. Die Anwendung des Prinzipes der Hysteresis zum gerichtlichen Nachweis der Identität des Blutes. Mit 1 Textabbildung | 512 |
| Bauer, Erwin, Beiträge zum Studium der Protoplasmahysteresis und der hysteretischen Vorgänge. (Zur Kausalität des Alterns.) VIII. Versuche zur Theorie der vitalen-letalen Färbung und ihres Zusammenhanges mit den hysteretischen Vorgängen | 521 |
| Bergauer, V., Einige Beobachtungen über den Stereotropismus der Kaulquappen. Mit 4 Textabbildungen | 528 |
| Bauer, Erwin, Über Förderung der Zellteilung mittels der Verminderung der Oberflächenspannung des umgebenden Mediums. Mit 5 Textabbildungen | 541 |
| Vejnarová, Emilie, Beschleunigung der Regeneration durch Verminderung der Oberflächenspannung des Mediums | 553 |
| Kříženecký, Jaroslav, Ein Beitrag zur Kenntnis der entwicklungsmechanischen Wirkung des Adrenalins und ihm ähnlicher Stoffe. Mit 26 Tabellen | 558 |
| Kříženecký, Jaroslav, Über den Einfluß des Hyperhypophysismus auf das Wachstum, die Entwicklung und Pigmentation der Amphibienlarven. Mit 6 Textabbildungen und 6 Tabellen | 621 |
| Frankenberger, Z., Über eine neue Form des chordoiden blasigen Stützgewebes. Mit 4 Textabbildungen | 666 |
| Autorenverzeichnis | 676 |

APR 23 1924

ARCHIV
FÜR
MIKROSKOPISCHE ANATOMIE
UND
ENTWICKLUNGSMECHANIK

FORTSETZUNG VON
ROUX'S ARCHIV FÜR ENTWICKLUNGSMECHANIK
UND
SCHULTZE-WALDEYER-HERTWIG'S
ARCHIV FÜR MIKROSKOPISCHE ANATOMIE

HERAUSGEGEBEN VON
WILHELM ROUX

UNTER MITWIRKUNG VON
H. BRAUS UND H. SPEMANN

101. BAND 1./3. Heft
MIT 5 TAFELN UND 253 TEXTABBILDUNGEN
AUSGEGEBEN AM 8. MÄRZ 1924



BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1924

Das Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsmechanik der Organismen

steht offen noch nicht publizierten exakten Forschungen sowohl über die mikroskopische Anatomie der Lebewesen wie besonders über die Ursachen aller Lebensgestaltungen einschließlich der Vererbungs- und Variationsforschung.

Das Archiv erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung in zwanglosen einzeln berechneten Heften; mit etwa 40 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Der für diese Zeitschrift berechnete Preis des Heftes gilt nur zur Zeit des Erscheinens. Später tritt eine wesentliche Erhöhung ein.

Die Mitarbeiter erhalten von ihren Arbeiten, welche nicht mehr als 24 Druckseiten Umfang haben, 100 Sonderabdrücke, von größeren Arbeiten 60 Sonderabdrücke unentgeltlich. Doch bittet die Verlagsbuchhandlung, nur die zur tatsächlichen Verwendung benötigten Exemplare zu bestellen. Über die Freixemplarzah hinaus bestellte Exemplare werden berechnet. Die Mitarbeiter werden jedoch in ihrem eigenen Interesse dringend ersucht, die Kosten vorher vom Verlage zu erfragen, um spätere unliebsame Überraschungen zu vermeiden.

Die derzeitigen überaus schwierigen Verhältnisse nötigen, in Zukunft **streng auf** die bisher empfohlene aber zumeist nicht berücksichtigte **knappste Fassung** und **größte Sparsamkeit in Abbildungen zu halten**. Nachträgliche Kürzungen sowie Verminderungen der Abbildungen sind sehr mühsam. Bloß das Wichtigste und schwer Beschreibbare bedarf der bildlichen Darstellung. Zugleich wird ersucht, auf bereits in einem der beiden Archive oder in den verbreiteten »Ergebnissen« und Monographien befindliche Literaturverzeichnisse zu verweisen und nur die neuere Literatur genau anzugeben.

Die neuen ungeheuren Portokosten machen es erforderlich, **vor der Einsendung eines Manuskriptes** durch Karte dem Herausgeber die Art des Inhalts (ob auf Kausalität bezüglich, ob experimentell, histogenetisch, einfach formbeschreibend), Umfang in Archiv-Druckseiten, Zahl der Tabellen, Zahl und Art der Abbildungen zu melden und seine Antwort abzuwarten.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an
Geheimrat Professor Dr. Dr. W. Roux, Halle a. S., Reichardtstraße 20.

Der Herausgeber
Roux.

Verlagsbuchhandlung Julius Springer
in Berlin W 9, Linkstraße 23/24.

Fernsprecher: Amt Kurfürst, 6050–6053. Drahtanschrift: Springerbuch-Berlin
Reichsbank-Giro-Konto u. Deutsche Bank, Berlin, Dep.-Kasse C

Postscheck-Konten:

für Bezug von Zeitschriften und einzelnen Heften: Berlin Nr. 20120 Julius Springer, Bezugsabteilung für Zeitschriften;

für Anzeigen, Beilagen und Bücherbezug: Berlin Nr. 118935 Julius Springer.

Beiträge zur physikalisch-chemischen Biologie der Forellenentwicklung.

I. Mitteilung: Die Schädigung der Membran des Forelleneies durch den elektrischen Strom.

Von

F. Scheminzky und Fritzi Gauster, Wien.

(Aus dem physiologischen Institut der Wiener Universität.)

Mit 20 Textabbildungen.

(Eingegangen am 7. Mai 1923.)

I. Der Ablauf der normalen Entwicklung.

Die meisten embryologischen Untersuchungen haben sich bis jetzt nur mit der Morphogenese und der Histogenese des Embryos beschäftigt oder, den Einfluß einer Milieuänderung auf das Entwicklungsge-
schehen studiert. Dabei kam aber die physikalisch-chemische Biologie und die Stoffwechselphysiologie zu kurz. Wir sind zwar — speziell an Säugetieren und am Menschen sowie an Hühnerembryonen, wie auch beim *Fundulus* — von der Größe und Geschwindigkeit des Wachstums unterrichtet und wissen auch andererseits einiges von der Art der Ernährung des Foetus. Eine systematische Untersuchung über die chemischen Vorgänge im Ei liegt aber bis jetzt, soweit wir die Literatur durchgesehen haben, nicht vor. Eine Reihe von physiologischen Chemikern hat sich zwar für die chemischen Vorgänge während der Ontogenese interessiert¹⁾, indessen haben auch diese nur Bestimmungen am Beginn und am Ende der Entwicklung ausgeführt, ohne auf die Entwicklungsgeschwindigkeit, auf die einzelnen Stadien, auf das Verhältnis des Embryos zum Dotter und auf die Reaktion des Gesamteies auf Veränderungen im Milieu Rücksicht zu nehmen. Es soll daher hier zum erstenmal am Forellenei der Versuch gemacht werden, die biologischen Vorgänge während der Ontogenese mit den chemischen Vorgängen und mit den Reaktionserscheinungen des Eies auf Einflüsse des Milieus in einen festen Zusammenhang zu bringen.

Die Arbeitenreihe, von der die erste Mitteilung hier vorliegt, geht zurück auf elektrobiologische Untersuchungen, die der eine von uns beiden (*Scheminzky*) schon seit längerer Zeit durchführt. Bei der Aufzucht von Forelleneiern in einem vom elektrischen Strom durchflossenen

¹⁾ Diese Arbeiten werden in der zweiten Mitteilung ausführlich besprochen werden.

Medium¹⁾2) hat sich die interessante Tatsache ergeben, daß sich die Empfindlichkeit der Eier gegenüber dem Strom im Laufe der Entwicklung gesetzmäßig ändert. Die gleiche Schwankung der Empfindlichkeit zeigt das Forellenei aber auch gegenüber anderen schädlichen Agentien wie Wärme, Druck, Fall und Stoß, wie die Durchsicht der Literatur ergab. Es handelt sich hier somit nicht um eine spezifische Reaktionsweise gegenüber den einzelnen Schädlichkeiten, sondern um eine *allgemeine* Reaktionsweise, welcher bestimmte Vorgänge im Ei zugrunde liegen müssen.

Bevor wir aber an die Mitteilung unserer Untersuchungen herangehen, ist es notwendig, aus der Literatur einiges über das Forellenei und seine Entwicklung wiederzugeben, die einzelnen Stadien in ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge zu kennzeichnen und die wichtigsten durch Abbildungen wiederzugeben. Es ist dies besonders darum wichtig, weil wir ja später die physikalisch-chemischen Vorgänge mit dem Fortschreiten der Embryogenese und mit den Eigenschaften des Foetus in Zusammenhang bringen wollen.

1. Das Forellenei und seine Entwicklung.

Nach den Untersuchungen von *Fauré-Fremiet* und *H. Garrault*³⁾ hat das Ei der Seeforelle folgende Zusammensetzung:

| | |
|---|---------|
| Wasser | 58,5 % |
| Proteinsubstanzen (Gesamtstickstoff 6,25) | 29,81 % |
| Fettsubstanzen (Fettsäuren 1,046) | 11,35 % |

Unter den Proteinen fand sich 24,8% (vom Gesamtei) Vitellin. Glykogen fand sich keines vor. Die Asche, welche 2,17% ausmacht, enthält reichlich Calcium⁴⁾.

Das Forellenei besteht aus der Eimembran, auch Eikapsel genannt, und dem Eihalt. Der Eihalt setzt sich zusammen aus dem Keim, der Rindenschicht und der Dottermasse. Die Rindenschicht ist nichts anderes als ein dünner, dicht unter der Eimembran gelegener Protoplasamantel, welcher vom Keim ausgeht und die zentrale Dottermasse einschließt. Diese Schicht ist gewissermaßen eine Übergangsbildung

¹⁾ *Scheminzky, F.*: Über die verschiedene Empfindlichkeit der Forelleneier während ihrer Entwicklung dem elektrischen Strom gegenüber. *Biochem. Zeitschr.* Bd. 132, H. 1/3, S. 154. 1922.

²⁾ Derselbe: Über den Einfluß dauernder elektrischer Durchströmung auf Lebewesen (Elektrokultur). 1. Mitteilung: Versuche an Fischen. *Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsmech.* Bd. 98, H. 3/4, S. 315. 1923.

³⁾ *Fauré-Fremiet et H. Garrault*: Constitution de l'oeuf de truite (*Trutta fario*). *Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences* 174/21, S. 1375—1377. 1922.

⁴⁾ Auf ähnliche Untersuchungen *Tangls* und seiner Schüler soll erst in der zweiten Mitteilung ausführlich eingegangen werden.

zwischen dem rein protoplasmatischen, von Dotterbestandteilen fast freien Keim und der zentralen Dottermasse, da sie zahlreiche kugelige Tröpfchen enthält, welche glänzen, zum Teil gefärbt sind und als »Ölkugeln« bezeichnet werden. Dieser Ausdruck ist aber nicht ganz richtig, da sie nicht aus einer Öllart bestehen; werden sie ins Wasser gebracht, so beginnen sie nämlich zu quellen.

Der Dotter wird in Form der Dotterkörperchen in das Ooplasma eingelagert. Diese sind in jungen Knochenfischeiern vielfach Plättchen, welche sich aber bei reifen Eiern auflösen und verschwinden. Der Dotter der reifen Eier stellt nach *His*¹⁾ nur mehr eine konzentrierte Lösung dar, welche sich chemisch als Vitellin erweist.

Die Eiweißsubstanzen des Knochenfischeies sind denen des Hühneries ähnlich²⁾. Es finden sich darin nach *Mörner*³⁾ das Ovalbumin, mehrere Globuline und das Ovomucoid. Durch Auspressen gewinnt man eine alkalische Flüssigkeit, welche 96% Wasser, 0,5% Salze (NaCl und KCl), Traubenzucker, Fett, Seifen, Lecithin, Cholesterin in geringen Mengen und Spuren eines Lipochroms, des Luteins enthält. Das Ovalbumin koaguliert in dünner Lösung schon bei 56° und ist in verdünnter Ammonsulfatlösung löslich. Die Globuline machen 7% der Gesamteiweißmenge aus. Sie können durch Kohlensäure oder verdünnte Säuren gefällt werden. Das gleiche tritt bei Verdünnung des Dotters mit destilliertem Wasser ein oder bei Entzug der Neutralsalze, durch welche ja das Globulin im Ei in Lösung gehalten wird (*Gray*)⁴⁾.

Der Eiinhalt des Forelleneies ist nach den speziellen Untersuchungen von *Gray*⁴⁾ eine klare, gelblich gefärbte, klebrige Flüssigkeit, welche für die Elektrizität einen guten Leiter darstellt. Abgestorbene Eier werden opak, da das Globulin ausfällt. Werden solche Eier in Neutralsalzlösungen gebracht, so werden sie wieder klar, da die Neutralsalze in das Innere des Eies eindringen und das Globulin wieder in Lösung bringen.

Die Forelleneier enthalten je nach der Herkunft verschieden große Mengen von Lipochromen. Die Eier der Bachforelle (*Trutta fario* L.) sind mehr weißlich und blaß, während die Eier der Seeforelle (*Salmo lacustris*) mehr orange gefärbt sind. Es hängt dies wohl auch von der Nahrung des Laichtieres ab. Der Fischmeister der Forellenbrutanstalt am Lunzersee in N.-Ö., woher die meisten der Eier stammten, welche zu den Versuchen verwendet wurden, behauptete, daß die gelbe Farbe um so intensiver sei, in je größerer Wassertiefe die Tiere leben.

¹⁾ *His, W.*: Protoplasmastudien am Salmonidenkeim. Abh. d. Sächs. Ges. d. Wiss., math.-phys. Kl., Bd. 25, Nr. 3. 1899.

²⁾ *Hertwig*: Handbuch der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Fischer. Jena 1906. Bd. 1, I. Teil.

³⁾ *Mörner*: Zeitschr. f. physikal. Chemie. Bd. 18. 1893.

⁴⁾ *Gray*: Journ. of physiol. Bd. 53, Nr. 5, p. 308/319. 1920.

Das Ei wird außen von der Eikapsel umschlossen. Die Kapsel der Lachseier besteht nach den Untersuchungen von *Mischer*¹⁾ aus einer im Wasser unlöslichen Eiweißmodifikation, die auch nur schwer von Kalilauge angegriffen wird. Von den Verdauungsfermenten wird sie aber zerlegt und liefert eine zuckerfreie Peptonlösung. Ferner enthält sie 0,76% Schwefel und Spuren von Phosphor, die aber auch von anhaftender Dotterrinde abgeleitet werden könnten.

Interessant ist der histologische Aufbau dieser Eimembran. Diese wurde unter anderen von *Retzius*²⁾ genau untersucht. Die Eikapsel eines reifen Eies zeigt an der Oberfläche eine feine Punktierung. Diese rührt von Kanälchen her, die die Kapsel senkrecht zur Oberfläche durchziehen und sowohl an der Außen- als auch an der Innenfläche mit feinen Öffnungen ausmünden. Wegen dieser radiär gestellten Kanälchen wird die Eikapsel auch »Zona radiata« genannt. Zwischen den Kanälchen findet sich eine Zwischensubstanz, die homogen oder auch etwas körnig erscheint. Diese Zwischensubstanz färbt sich mit den verschiedensten Farbstoffen. Die Kanälchen rühren von Ausläufern des Follikel-epithels her, welche durch die Zona radiata in das Eiinnere gelangen und dem Ooplasma während seiner Ausbildung Stoffe zuführen. Die Eimembran enthält auch Lipide und sonstige ungesättigte Fettverbindungen. Auf deren Vorhandensein beruht die Schwarzfärbung der Eimembran, wenn sie in Osmiumsäure gelegt wird. An einer Stelle der Kapsel findet sich eine flache Mulde mit einem engen Zugangstrichter und engen anschließenden Kanal. Es ist dies die sogenannte Micropyle, durch die der Samenfaden bei der Befruchtung eindringt.

Es sei gleich hier erwähnt, daß nach unseren eigenen Beobachtungen, welche erst genauer in der zweiten Mitteilung besprochen werden sollen, die Eimembran im Laufe der Entwicklung sich verändert. Die Membran eines frisch gelegten Eies ist weißlich, relativ dick, von mattem Glanz und relativ brüchig. Sie schwärzt sich auch intensiv mit Osmiumsäure. Im Laufe der Entwicklung wird sie zunächst etwas fester; rückt die Zeit des Ausschlüpfens heran, so wird die Membran wesentlich dünner, reißt leicht, legt sich in Falten und verliert ihren Glanz. Auch die Schwärzung mit Osmiumsäure scheint weitaus schwächer zu sein.

Die Eimembran ist für Salze und Eiweißstoffe undurchgängig. Die im Ei befindlichen Elektrolyte sind nach *Gray*³⁾ nicht durch Eiweißkörper immobilisiert, sie sind vielmehr in diffusibler Form in der Zelle enthalten. Ihr Austreten wird nur durch die Eimembran verhindert. Der osmotische Druck, welcher von *Runnström*⁴⁾ an Lachseiern fest-

1) Zitiert nach *Hertwig*. Siehe Anm. 2 S. 3.

2) *Retzius*, G.: Biolog. Unters. N. F. XVIII./1. Stockholm 1912.

3) Siehe a. a. O.

4) *Runnström*, J.: Acta zool. XVI. 1920.

gestellt wurde, ist ein beträchtlicher. Die Gefrierpunktserniedrigung beträgt bei *Salmo salvelinus* für

| | |
|--|---------|
| Eier aus dem Oviduct | — 0,645 |
| befruchtete Eier nach der Ablage (nach 4 Stunden im Süß- | |
| wasser) | — 0,559 |
| frisch geschlüpfte Larven | — 0,580 |
| Blut erwachsener Tiere | — 0,636 |

Nach Gray¹⁾ hingegen liegt die Gefrierpunktserniedrigung befruchteter und unbefruchteter Forelleneier bei — 0,480. Dieser Autor hat auch festgestellt, daß bei der Befruchtung kein meßbarer Austritt von Elektrolyten aus dem Ei stattfindet. Dies geschieht aber sofort, wenn das Ei abstirbt.

* * *

Die Salmoniden gehören zu den sogenannten »Winterlaichern«, d. h. ihre Laichzeit fällt in die Monate November—Dezember und Januar—März. In der Natur werden die Eier eines Weibchens in mehreren Portionen abgelegt, welche von verschiedenen Männchen befruchtet werden. Das Weibchen bedeckt die Eier stets mit einer etwa 2 cm hohen Schicht Kies (*Demoll und Wohlgemuth*²⁾, *Gray*, l. c.).

Bei der Forelle kommen nach *Hofer*³⁾ auf das Pfund Körpergewicht 500—1000 Eier. Dabei hat jedes Ei einen Durchmesser von 4,5—5,0 mm. Im allgemeinen ist die Eigröße der Zahl umgekehrt proportional. —

Die Samenfäden der meisten Fische, auch die der Forelle, sind im Samenleiter noch völlig unbeweglich und beginnen sich erst zu schlängeln, wenn sie ins Wasser kommen. Aber schon nach sehr kurzer Zeit verlieren sie ihre Beweglichkeit wieder und gehen zugrunde. Bei der Bachforelle (*Trutta jario* L.) gehen die Samenfäden schon nach ungefähr 23 Sekunden, bei der Regenbogenforelle (*Trutta iridea* W. Gibb.) nach 40 Sekunden, beim Lachs (*Salmo salar*) nach 45 Sekunden zugrunde (zitiert nach *Haempel*)⁴⁾. In der Natur werden daher durchaus nicht alle Eier befruchtet, da ja viele Samenfäden zugrunde gegangen sind, bevor sie noch die entfernt liegenden Eier erreichen.

Weitaus günstigere Resultate werden bei der künstlichen Befruchtung erzielt. Diese wird meist als sogenannte »Trockenmethode« ausgeführt. Man spritzt Eier und Samenflüssigkeit in ein großes Gefäß und vermischt beide. Erst dann wird Wasser zugegeben, um die Spermien beweglich zu machen, welche dann durch die Mikropyle eindringen.

¹⁾ Siehe a. a. O.

²⁾ *Demoll und Wohlgemuth*: Biol. Zentralbl. Bd. 41, Nr. 4, S. 165—172. 1921.

³⁾ *Hofer (Vogt-Grote)*: Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Leipzig 1909. Engelmann.

⁴⁾ *Haempel*: Leitfaden der Biologie der Fische. Stuttgart 1912. Enke.

Nach *Gray* (l. c.) werden in der Natur 8—10% der Eier befruchtet, während bei der künstlichen Befruchtung eine Ausbeute von etwa 90% erzielt wird. In dieser Weise sind übrigens auch die Eier, welche wir bei unseren Versuchen verwendet haben, befruchtet worden.

Nachdem die Eier in das Wasser entleert sind, wird durch die feinen Kanälchen der *Zona radiata* Wasser in das Eiinnere aufgenommen (siehe *Hertwig*, l. c.). Diese Wasseraufnahme ist für die weitere Entwicklung nötig. Durch die Wasseraufnahme tritt eine leichte Trübung des Keimes auf, ebenso, nach Art einer Gerinnung, trübt sich die Dotterflüssigkeit (*Hertwig*, l. c.). *Hertwig* und *His* (l. c.) sind der Meinung, daß das eindringende Wasser hauptsächlich von der Rindenschicht des Plasmas und vom Keim aufgenommen wird; es tritt eine derartige Vermischung ein, daß schon nach kurzer Zeit die Flüssigkeit, welche sich zwischen Eikapsel und Rindenschicht vorfindet, nicht mehr als Wasser bezeichnet werden kann. Diese Flüssigkeit befähigt den Eiinhalt auch zu den beobachteten Bewegungen, namentlich Rotationen. Durch diese Wasseraufnahme ist es verständlich, daß der osmotische Druck, bzw. die Gefrierpunkterniedrigung, nach der Befruchtung absinkt, wie die Untersuchungen von *Runnström* (l. c.) gezeigt haben.

Beim Forellenei findet sich der Dotter nur an einer Stelle, am sogenannten »vegetativen Pol«, angehäuft, während das Ooplasma (mit Ausnahme der Rindenschicht) sich auf der entgegengesetzten Seite, dem »animalischen Pol«, vorfindet. Um diesen Pol herum finden sich besonders große Fetttropfen, die zum Teil Lipochrome enthalten. Dadurch kann die Stelle des späteren Keimes auch schon am unbefruchteten Ei durch die Schale hindurch deutlich wahrgenommen werden. Da durch diese Fetttropfen der obere Teil des Eies spezifisch leichter ist, sieht der animale Pol in der ersten Entwicklungszeit immer nach aufwärts.

Nach der Befruchtung tritt nach *Runnström* (l. c.) eine Cytoplasmawanderung gegen den animalen Pol hin auf. Infolge der polaren Differenzierung in Ooplasma und Dottermasse tritt die Furchung nur am animalen Pol ein, während die Dottermasse ungefurcht liegen bleibt, so daß schließlich die Keimscheibe der Dottermasse aufsitzt. Die Eier der Forelle gehören demnach, so wie die der anderen Knochenfische, zu den meroblastischen.

Der Embryo wächst schließlich mit seinen Bauchdecken über die Dotterkugel hinweg, bis sich um diese eine geschlossene Membran gebildet hat. Die Dotterkugel ist dadurch zum Dottersack geworden, den der Embryo auch noch nach dem Ausschlüpfen einige Zeit mit sich herumträgt, als Mundvorrat für die erste Zeit seiner Freiheit.

Die Entwicklungsgeschwindigkeit des Fischeies ist in hohem Maße von der Temperatur des Wassers abhängig. Dies ist besonders wichtig zu betonen, weil Altersangaben von Entwicklungsstadien nur dann einen Wert haben, wenn auch die Temperatur, bei der sich die Eier ent-

wickelt haben, bekannt ist. In der Natur erfolgt die Entwicklung meist bei 2°. Nach Haempel (l. c.) beträgt die Entwicklungszeit dann 205 Tage. Bei einer Temperatur von 5°, wie sie wohl in den meisten Brutanstalten herrscht, braucht das Tier 82 Tage bis zum Schlüpfen. Bei 10° ist die Entwicklung hingegen schon in 41 Tagen beendet. Zwischen Temperatur und Entwicklungsdauer besteht nun eine direkte Beziehung, das Produkt aus Temperatur und Zahl der Entwicklungstage ergibt einen konstanten Wert. Dieser beträgt für die Forelle 410, und man sagt, daß die Entwicklung der Forelle »410 Tagesgrade« benötigt. Diese Beziehung ist deshalb besonders angenehm, weil es dadurch ermöglicht wird, Beobachtungen bei verschiedenen Temperaturen durch Umrechnung miteinander zu vergleichen.

Auch bei anderen Wassertieren, welche ja ganz allgemein in bezug auf die Entwicklung nicht unbedingt an ein engbegrenztes Temperaturgebiet gebunden sind, ist die Entwicklungsgeschwindigkeit abhängig von der Temperatur. So liegen z. B. Versuche von O. Hertwig¹⁾ vor, welcher für *Rana fusca* zeigte, daß das Temperaturoptimum zwar 22° beträgt, daß aber die obere Grenze bei 24°, die untere zwischen 0° und 1° liegt. Innerhalb der Skala von 15°–24° ist die Entwicklungsgeschwindigkeit der Temperatur direkt proportional, während wenn die Temperatur von 7° auf 2° sinkt, die Entwicklungsgeschwindigkeit viel rascher abnimmt. Ähnliches wurde auch für *Rana esculenta* festgestellt.

Eine andere Angabe, welche den Entwicklungszustand ungefähr charakterisiert, ist die Angabe der Länge. Um nun die im folgenden zu beschreibenden Stadien genau zu kennzeichnen, seien hier einige vorläufige Mitteilungen über die Größenverhältnisse gemacht. Bei einer Temperatur von etwa 8° ergaben sich folgende Längen:

Tabelle I. Längenwachstum der Forellenembryonen.

| Alter (Tage) | Tagesgrade (Temperatur \times Zeit) | Länge (mm) |
|--------------------------------|--|---------------|
| 10 | 80 | 1,20 |
| 21 | 168 | 7,00 |
| 31 | 248 | 9,55 |
| 35 | 280 | 10,50 |
| 40 | 320 | 11,50 |
| 49 | 392 | 14,11 |
| 53 (Schlüpfstag) ²⁾ | 424 | 15,50 |
| 61 | 488 | 17,50 |
| 77 | 616 | 22,10 |
| 92 | 736 | 22,30 |
| 100 | 800 | 23,00 |
| 124 | 992 | 25,00 |

¹⁾ O. Hertwig: Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 51, S. 310–381. 1898.

²⁾ So regelmäßig und automatisch wie der Mechanismus einer chemischen Reaktion läuft natürlich die Entwicklung nicht ab. Wie immer in der Biologie

Diese Zahlen sind Mittelwerte aus verschiedenen großen Eiern der Bach- und Seeforelle; wie einige Kontrollmessungen ergaben, gelten sie auch für die Eier der Regenbogenforelle. Es liefern ja die verschiedenen Tiere Eier, welche in ihrer Größe vielleicht um 1—2 mm im Durchmesser variieren. Indessen scheinen die Größendifferenzen der entsprechenden Embryonen in der ersten Periode der Entwicklung, welche innerhalb der Eihülle verbracht wird, nicht sehr ausgiebig zu sein, wenigstens fanden wir keine sehr wesentlichen Unterschiede. Erst nach dem Schlüpfen und nach der Resorption des Dottersackes können Größendifferenzen bis zu 2 mm auftauchen. Da aber auch zwischen den Embryonen, die vom selben Muttertier abstammen, ähnliche geringe Unterschiede bestehen, so ermöglicht eben, wie erwähnt, die Längenmessung nur eine ungefähre Bestimmung; genaue Altersangaben können nur bei Berücksichtigung anderer Momente gemacht werden. Den Verlauf des Längenwachstums gibt Abb. 1 in Form einer Kurve wieder.

Über die an den verschiedenen Tagen erreichten Entwicklungsphasen seien im folgenden einige kurze Mitteilungen gemacht, die wir der Literatur entnommen haben. Der größte Teil der Arbeiten war aber für uns unbrauchbar, da Altersangaben *ohne* Nennung der Temperatur oder Schlupfzeit, wie sie leider meistens gemacht werden, natürlich völlig wertlos sind¹⁾. Die der Literatur entnommenen Daten konnten wir zum Teil an Hand eigener Präparate vervollständigen. Trotzdem ist die folgende Darstellung recht lückenhaft und soll nur einen ganz groben Überblick über die einzelnen Entwicklungsstadien geben. Eine Ergänzung sollen die beigegebenen Abb. 2—9 bilden, die nach eigenen Aufnahmen zusammengestellt wurden²⁾. Eine solche Zusammenstellung

ergibt die Beobachtung auch hier kleine Abweichungen von den gerechneten Werten. So sind die 410 Tagesgrade, von denen oben gesprochen wurde, auch nur ein Mittelwert aus den Beobachtungen bei verschiedenen Temperaturen und es ist daher begreiflich, daß sich bei unseren Versuchen eine Abweichung auf 424 Tagesgrade ergab.

¹⁾ Benützt wurde zum größten Teil: *Hertwig*: Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Fischer, Jena, 1906. — Einige Angaben sind auch entnommen aus: *Szily*: Arch. f. vergl. Ophth. Bd. 109, H. 1/2. 1922. — *Stöhr*: Anat. Anz. Bd. 8, S. 205. 1893.

²⁾ Um die Eier gut photographieren zu können, hat sich folgende Art der Präparation am besten bewährt: Die Eier wurden 1—2 Std. lang in *Kolmerscher Vierfachlösung* (Kal. bichr., Formol, Eisessig, Sublimat) fixiert. Es wurde dann das Ei auf eine dünne Präparationsnadel gespießt, mit einem Scherenschlag ein Einschnitt in die Membran gemacht und die Membran mit einer feinen Pinzette abgezogen. Die den Embryo tragende Kalotte wurde mit einer Gilletteklings abgekappt und in einer ganz schwachen, etwa 2%igen Formollösung aufbewahrt. Sie wurden auf dunkler Schale unter schief einfallendem Bogenlicht photographiert. Die Fixation mit *Kolmerscher Flüssigkeit* hat den Vorteil, daß der Embryo schneeweiß wird, wobei aber Details durch entsprechende Beleuchtung sich sehr gut herausbringen lassen, während der Dottersack voll-

photographischer Aufnahmen mit Altersangabe existiert unseres Wissens noch nicht. Da die Angabe der Tagesgrade das Alter am einfachsten charakterisiert, sollen sie im folgenden immer beigelegt werden.

Wie schon oben erwähnt, findet bei der Forelle wie bei den übrigen Teleostiern nur eine partielle Furchung statt und es kommt am animalen

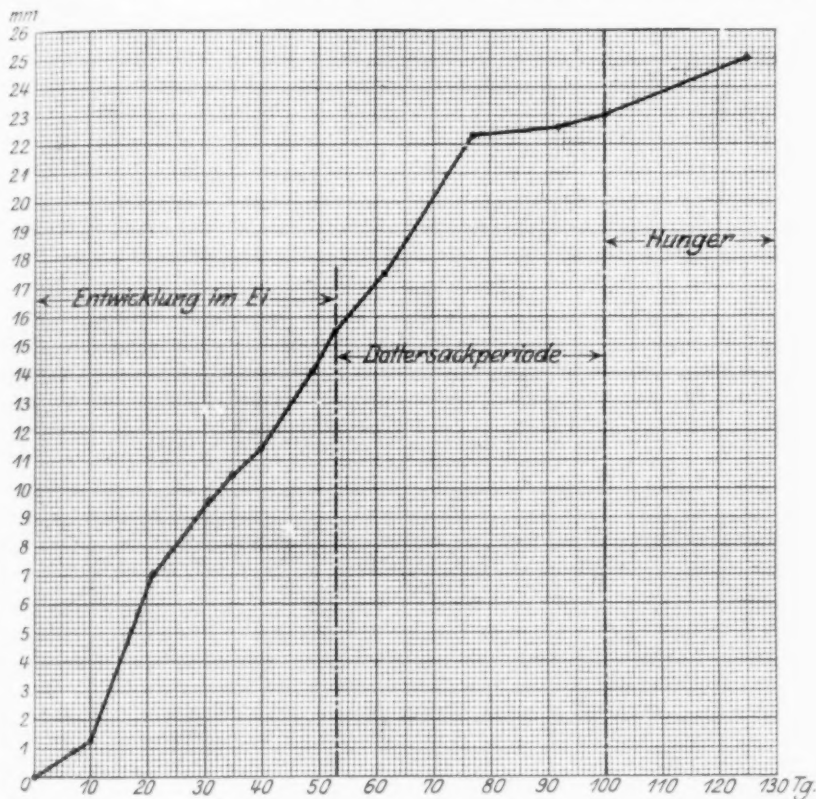


Abb. 1. Darstellung der Wachstumsgeschwindigkeit der Embryonen von *Salmo lacustris* während der Entwicklung und der Dottersackperiode. Die Entwicklung erfolgte bei einer Temperatur von 8°, das Schlüpfen erfolgte am 53. Tag, der Dottersack war etwa am 100. Tag nach der Befruchtung vollständig resorbiert. In der Abszissenachse wurden die Versuchstage, in der Ordinate die gemessenen Längen in Millimetern aufgetragen. Die Tiere erhielten während dieser Zeit keine Nahrung.

Pol zur Entwicklung einer Keimscheibe. Im Stadium der ausgebildeten Morula ragt die Peripherie über die Oberfläche des Dotters pilzförmig hervor. Das erste Zeichen der beginnenden Embryonalanlage ist eine Abflachung des Keimes an jenen Stellen, die später nicht in die Em-

kommen klar bleibt und dadurch der Embryo auf der Photographie weiß auf dunklem Grunde erscheint.

bryonalanlage einbezogen werden. Die Zellen, die später den Embryo aufbauen, ragen leicht über die Scheibe empor.

3. Tag (24 Tagesgrade, T.-Gr.)¹⁾: Auftreten eines Knopfes am Rande der Embryonalanlage. Er wurde von verschiedenen Autoren als »Schwanzknospe«, »Randknospe«, »Endknospe« usw. bezeichnet (siehe Hertwig, l. c.). Diese Knospe ragt nach hinten und oben empor und die Keimscheibe bekommt eine längliche Gestalt. Dieses Stadium ist in Abb. 2 abgebildet. Vor dem Knopf befindet sich ein rhombenförmiges Feld mit abgerundeten Ecken, der sogenannte Embryonalschild.

7. Tag (56 T.-Gr.): Länge etwa 0,9 mm. Die erste Anlage des Zentralnervensystems ist schon erkennbar. Im Bereich des Vorderhirns treten laterale Verdickungen auf, welche der Augenanlage entsprechen.

9. Tag (72 T.-Gr.): Länge etwa 1,1 mm. Das Augenbläschen hebt sich vom übrigen Vorderhirn schon deutlich ab, die Epithelzellen ordnen sich im Gebiet der späteren Seitenplatten symmetrisch an und das Rückenmark, dessen kranialer Anteil zuerst sichtbar wird, setzt sich caudalwärts fort. Ein solches Stadium ist in Abb. 3 abgebildet.

12. Tag (96 T.-Gr.): Länge etwa 2 mm. Die Gegend des Hinterhirns ist bereits erkennbar und Kopf- und Rumpfanlage können voneinander abgegrenzt werden. Die Embryonalanlage verschmälert sich etwas, die Längsrinne zeigt in der Gegend zwischen Kopf und Körper eine kleine, rautenförmige Erweiterung. Es beginnt bereits die Bildung der Hohlräume im Zentralnervensystem. Von der Oberfläche her sind schon elf Urwirbelpaare sichtbar, Sklerotome sind schon vorhanden. Im hinteren Abschnitt tritt je eine seitliche Einkerbung als Zeichen der ersten Kiemenspalte auf. Die Ganglienzellenleisten sondern sich ab. Das Augenbläschen ist von der Epidermis beinahe vollständig abgeschnürt und deutlich sichtbar. Ventral von der Anlage der Kiemenspalten erscheint als Mesodermanhäufung die Anlage des Hyoidbogens. Über der ersten Kiemenspalte und dem Hyoidwulst tritt die Anlage des Gehörbläschens auf. Der Knopf am Rande der Embryonalanlage erreicht in diesem Stadium seine größte Ausbildung. Der Darm ist bereits vorhanden und auch die erste Anlage der Vorniere, welche aus fünf segmentalen Kanälchen besteht. In einem etwas späteren Stadium, etwa bei zwölf Ursegmenten, verschmelzen diese Kanälchen zu einer breiten Falte, der primären Vornierenfalte.

14. Tag (112 T.-Gr.): Länge etwa 2,8 mm. Der Embryo ist wieder bedeutend länger geworden und hat sich etwas aus der Fläche erhoben. Die Urwirbelzone ist ventralwärts gegen die Anlage des Centralnerven-

¹⁾ Es sei hier nochmals ausdrücklich erwähnt, daß die Entwicklung unserer Eier sich bei 8° abspielte und daß alle folgenden Zeitangaben auf diese Temperatur bezogen wurden.

systems verschoben. Hyoidwulst, 3. Visceralbogen und 1. Kiemenspalte deutlich sichtbar. In diesem Stadium erfolgt auch die erste Anlage des Zentralkanales, da ja bekanntlich das Rückenmark bei den Teleostiern im Gegensatz zu den anderen Wirbeltieren als massiver Strang angelegt wird. Der hintere Teil der Embryonalanlage erhebt sich etwas über die Dotterhaut und wächst weiter in die Länge. Das Rautenhirn wird von einem dünnen Häutchen bedeckt. Die Hohlraumbildung im Gehirn ist vollendet. Es treten Kernhaufen auf, die als Ganglien gedeutet werden können. Auch die Spinalnerven werden angelegt. Das primäre Augenbläschen ist dorsalwärts durch eine dünne Bindegewebsschicht vom Zentralnervensystem abgetrennt. Die Aorta ist schon ausgebildet und die perikardiale Höhle, welche knapp vorher aufgetreten ist, hat sich nach der Seite ausgedehnt. Die Zahl der Ursegmente hat sich auf 28—32 vermehrt. Aus dem Mesoderm ist bereits das caudale Ende des primären Harnleiters entstanden und auch der mittlere Teil wird angelegt. In diesem Stadium oder etwas vorher treten auch die Geschlechtszellen zum erstenmal auf, deren weitere sexuelle Differenzierung erst auf einer viel späteren Stufe erfolgt.

15.—16. Tag (120—128 T.-Gr.): Länge etwa 3,5 mm. Besonders auffällig ist die Größenzunahme des Kopfes, welche durch die Ausdehnung der Hirnhöhlen bedingt ist. Besonders deutlich ist dies im Gebiet des Rautenhirns, das hier zum ersten Male diesen Namen verdient. Auch das Mittelhirn ist bedeutend verbreitert und erscheint als ein birnförmiger Körper, mit dem erweiterten Ende nach rückwärts. Die Augenanlage liegt deutlich zu beiden Seiten des Vorderhirns. Die Linsenanlage tritt als Verdickung des Ektoderms auf. Auch der Rumpf hat an Länge zugenommen und das Schwanzende ragt bereits ein wenig über den Dottersack hinaus. Diese Details sind in Abb. 4 sehr deutlich zu erkennen. Von der Mittelhirn-Nachhirngrenze zieht entlang der Medianebene der einheitliche Flossensaum, der an der Schwanzspitze umbiegt und ventral zum Dottersack zieht. Die Zahl der Ursegmente beträgt 37. In der Höhe des 6. ist bereits die Anlage der vorderen Extremität vorhanden, die rechte und linke Dottersackvene wird angelegt. Die Augenanlagen sind fast vollständig über das Niveau des Dottersackes hervorgetreten, die Kiemenbogen gut ausgebildet. Im Rückenmark finden wir zwei Schichten. Die Chorda ist bereits angelegt. Urdarm und Urdarmblase sind schon gut entwickelt, der ventrale Verschuß hingegen noch nicht beendet. Die dorsale Pankreasanlage tritt auf. Das Labyrinth entwickelt sich weiter in der Grundschicht des Ektoderms als einspringende Leiste, ist noch nicht hohl und wächst gegen das Nachhirn zu. Die Vornierenfalte verdickt sich im Gebiete des 4. und 5. Segmentes und faltet sich ein. Der dadurch abgegrenzte ventrale Teil wird zum kranialen Abschnitt des primären

Harnleiters. Die spaltförmige Leibeshöhle erweitert sich und wird geräumig. Die Vornierenanlage löst sich von den Seitenplatten ab.

18. Tag (144 T.-Gr.): Länge etwa 6 mm; die Vorderhirnanlage ist stark vergrößert und beginnt sich zu gliedern. Im Gebiete des Rückenmarkes tritt die Sonderung in graue Substanz und Ependym auf, speziell in der Höhe der Seitenplatten. Die Augenanlage ist stark gewachsen, die laterale Wand stülpt sich ein, so daß der Augenbecher entsteht. Die Linsenplatte wird zum Linsenbläschen.

20.—22. Tag (160—176 T.-Gr.): Länge etwa 7 mm. Der Kopf nimmt stark an Größe zu und auch die Gliederung schreitet weiter fort. Der Zentralkanal, welcher als medianer Spalt angelegt wird, wird im dorsalen Teil durch Zunahme der grauen Substanz wieder verschlossen. Die Ablösung der Linse ist vollendet, an der ventralen Wand des Augenbechers tritt die Becherspalte auf. Auch das Chiasma beginnt sich zu entwickeln. Die Leber wird angelegt. Im Gebiet der späteren Arteria mesenterica tritt ein aus platten Epithelzellen gebildeter Sack auf, der sog. Glomerulusabschnitt der genannten Arterie. Dieser Sack tritt später durch primäre und sekundäre Wurzeln mit der Aorta in Verbindung und peripher von diesem Sack kommt es zur Bildung des bleibenden Teiles der Arteria mesenterica. Die Verbindung des Glomerulusabschnittes mit der Aorta ist am 26. Tag vollendet. Die Vornierenanlage beginnt diesen Sack langsam zu umwachsen. Die Vorniere bleibt bis etwa einen Monat nach dem Schlüpfen des Tieres in Tätigkeit.

25.—30. Tag (200—240 T.-Gr.): Länge etwa 8—9,5 mm. Das Gehirn nimmt weiter an Volum zu. Die großen transitorischen Dorsalzellen in der mittleren und dorsalen Region der grauen Substanz des Rückenmarkes hart unter der *Limitans externa* nehmen rasch an Größe zu. Die Kopfbeuge erreicht ihr Maximum (29. Tag). Kommissuren treten auf. Die Papilla nervi optici ist bereits ausgebildet, Sehnerven und Chiasma vorhanden. Die Schilddrüse (28. Tag) und auch die Epiphyse wird angelegt. Die Schlundtaschen sind bereits vorhanden und wachsen gegen das Ektoderm zu. Das Herz schlägt schon. Das Darmrohr wird hohl, Leber und Pankreas lagern sich gegenüber. Die Leber sitzt mit ihrem caudalen Ende dem Dottersack auf, doch gleichen die Leberzellen noch den Epithelzellen des Darmes. Dagegen sind die Pankreaszellen bereits differenziert. Rechte und linke ventrale Pankreasanlage tritt auf, im Bereiche der dorsalen verschwindet der Ausführungsgang und der Drüsenkörper verbindet sich mit dem ventralen Gang. Sonst sind die Lumina in Leber und Pankreas noch nicht gut ausgebildet. Dieses Stadium ist etwa in Abb. 5 abgebildet.

40. Tag (320 T.-Gr.): Länge etwa 11,5 mm. Die Kopfbeuge gleicht sich aus. Im Gebiet des Rückenmarkes ist der Kanal zylindrisch ge-

Einige Etappen in der Entwicklung der Forelle.

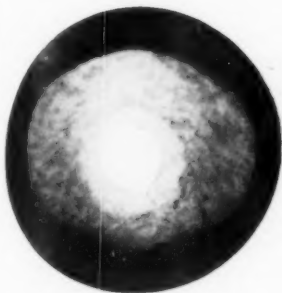


Abb. 2. (3. Tg., 24 T.-Gr.)

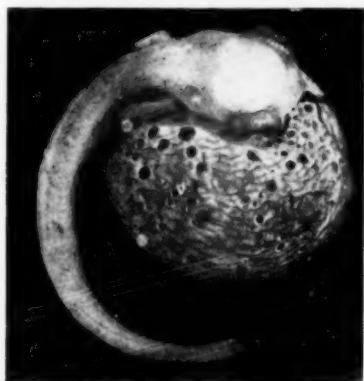


Abb. 6. (35. Tg., 280 T.-Gr.)

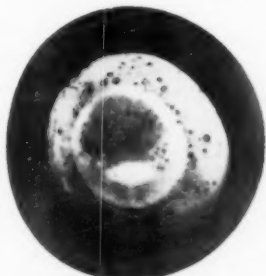


Abb. 3. (9. Tg., 72 T.-Gr.)

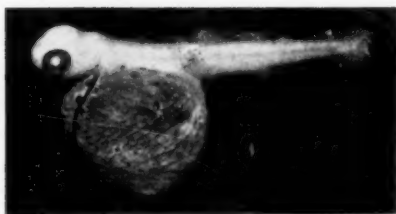


Abb. 7. (45. Tg., 360 T.-Gr.)



Abb. 4. (15. Tg., 120 T.-Gr.)

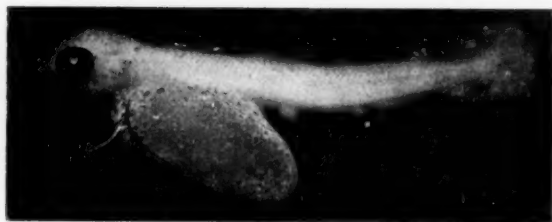


Abb. 8. Schlüpfstag! (53. Tg., 424 T.-Gr.)

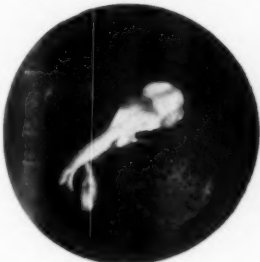


Abb. 5. (24. Tg., 192 T.-Gr.)

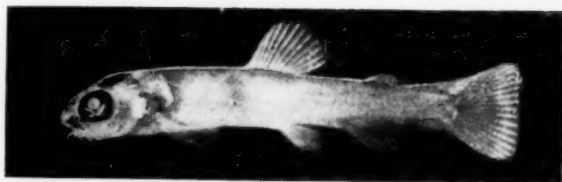


Abb. 9. (100. Tg., 800 T.-Gr.)

Abb. 2-5 sind bei gleicher (etwa 6facher) Vergrößerung aufgenommen.

worden, das dorsale Septum bildet eine zarte Lamelle, die graue Substanz ist noch nicht in eine vordere und hintere Säule differenziert. Kommissuren fehlen, hingegen setzt eine langsame Entwicklung der Vorderstränge ein. Die Kiemenbogen sind bereits vorhanden, die Schilddrüse löst sich ab und in ihr ist zum ersten Male das Auftreten von Kolloid zu bemerken. Der Ösophagus ist vorn noch solid, bekommt aber weiter hinten ein Lumen mit einer dorsal gerichteten Erweiterung, wo sich die Schwimmblase entwickelt. (Siehe auch Abb. 7.)

50. Tag (400 T.-Gr.): Länge etwa 14,5 mm. Die Schlundtaschen brechen zu offenen Kiemenspalten durch, Kiemenanlagen treten auf.

56. Tag (448 T.-Gr.): Länge etwa 16 mm. Die Tiere haben die Eihülle kurz vorher verlassen (53. Tag) und liegen, durch die Masse des Dottersackes in ihren Bewegungen gehemmt, in Seitenlage am Boden des Gefäßes. Die Einfaltung des Velum transversum wird eingeleitet. Das Telencephalon sondert sich ab und die Kleinhirnlamelle wird durch das Auftreten der hinteren Kleinhirnfalte scharf abgegrenzt (Abb. 8).

100. Tag (800 T.-Gr.): Länge etwa 23 mm. Das Längenwachstum ist stark verlangsamt, der Dottersack vollständig resorbiert (Abb. 9).

* * *

Wenn wir den Entwicklungsgang und das Längenwachstum im allgemeinen betrachten, so fällt uns auf, daß die Entwicklung in den ersten 10 Tagen und dann vom 20. bis zum 80. Tage einen gewissen gleichmäßigen Gang aufweist, während sie in dem Intervall zwischen dem 10. und 20. Tage ziemlich schnell abläuft, was einerseits aus der Steilheit der Wachstumskurve, andererseits aus dem Vergleiche der abgebildeten Entwicklungsstadien vom 9., 15. und 24. Tage hervorgeht. Nach dem 80. Tage läuft die weitere Entwicklung nur mehr langsam ab. Dies ist an der flacher verlaufenden Wachstumskurve sowie auch durch Vergleich der Embryonen selbst erkenntlich. Diese Verlangsamung hängt einerseits mit dem Ende der Embryogenese zusammen, andererseits wird auch im Laufe der Resorption des Dottersackes die Ernährung immer unvollkommener, bis schließlich nach völligem Aufbrauch des Dottersackes die Tiere tatsächlich hungern. Die beiden Abweichungen von der durchschnittlichen Entwicklungsgeschwindigkeit müssen sich naturgemäß auch im Stoffwechsel, in der chemischen Zusammensetzung wie auch im physikalisch-chemischen Verhalten des Eies bzw. des Embryo bemerkbar machen. Besonders die erste Periode tritt sehr augenfällig in Erscheinung, wie aus den folgenden Mitteilungen hervorgehen wird.

II. Experimenteller Teil.

1. Methodik und Material.

Die bei der elektrischen Durchströmung angewendete Methodik ist schon in einer anderen Arbeit des einen von uns ausführlich beschrieben worden¹⁾. Hier sei nur kurz folgendes bemerkt:

Die Eier wurden in fließendem Wasser aufgezogen. Als Behälter dienten runde Glasschalen mit umgebogenem, abgeschliffenen Rand. Ihr Durchmesser betrug 12 cm, ihre Höhe ungefähr 8 cm. Das Wasser stand 6 cm hoch. Um das Niveau konstant zu halten, mußte eine Vorrichtung verwendet werden, die jedes Versagen ausschließt. Es erwies sich für diesen Zweck am besten, die Gläser in der gewünschten Höhe anzubohren und das Loch durch einen Kork mit Glasröhrchen zu verschließen.

Als Elektroden dienten Platten aus Retortenkohle, wie man sie für galvanische Elemente verwendet. Sie waren noch ungebraucht, wurden aber zur Vorsicht einige Tage in verdünnte Salpetersäure gelegt und dann längere Zeit in fließendem Wasser gewaschen. Um die Platten im Gefäß nicht umfallen zu lassen, wurden auf den Grund wie auf den Rand des Gefäßes je ein U-förmig gebogener Glasstab gelegt. Die den Strom zuführenden Drähte wurden etwa 10 cm über dem Wasserspiegel durch Zinkklammern an die Kohlenplatten herangeführt. Die Elektroden hatten eine Größe von $70 \times 150 \times 5$ mm, davon war eine Fläche von 60×70 mm, d. i. 4200 qmm, von Wasser bedeckt.

Das Wasser wurde der städtischen Leitung entnommen. Es gelangte zuerst in einen Rezipienten und wurde von diesem aus durch T-Stücke und Quetschhähne auf die einzelnen Gläser verteilt. Pro Minute flossen den Gefäßen etwa 80–100 ccm Wasser zu. Wenn wir den Inhalt eines solchen Gefäßes im Mittel mit 650–700 ccm berechnen, so können wir sagen, daß der Inhalt in etwa 6–8 Minuten vollständig

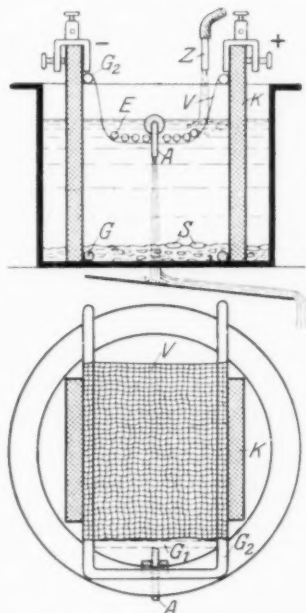


Abb. 10. Schema eines Versuchsglases in Grund- und Aufriß.

K Kohlenelektroden; A Abfluß; Z Zufluß; S Sand, den Boden bedeckend; G U-förmiger Glasstab im Sand; G₂ U-förmiger Glasstab auf dem Rand des Glases liegend; V Verbandstoff; E Forelleneier.

¹⁾ Scheminzy: Über den Einfluß dauernder elektrischer Durchströmung usw. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. Bd. 98, H. 3/4, S. 315, 1923.

erneuert worden ist. Der Wasserwechsel war auch völlig ausreichend, um etwaige Elektrolysenprodukte zu entfernen. Ein Schema der Versuchsanordnung in einem Glase gibt die Abb. 10.

Zu den Versuchen wurde nur Gleichstrom verwendet. Dieser wurde zum Teil von Akkumulatorenbatterien geliefert, zum Teil einem Gefälle des städtischen Gleichstromnetzes entnommen. Dieser Strom ist in seinem Verlaufe durchaus nicht konstant, sondern zeigt Schwankungen in dem Rhythmus, in welchem die Kollektorbürsten über die Nuten des Ankers gleiten; der verwendete Strom der Gemeinde Wien zeigt 774 solcher Schwankungen pro Sekunde. Schaltet man ein Telefon unter Vorschaltung geeigneter Widerstände an das Maschinen-

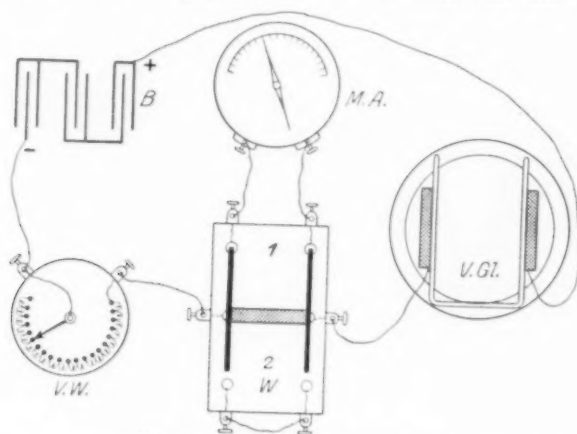


Abb. 11. Schema der Stromzuleitung.

B Batterie; *V.W.* Verschaltwiderstand; *M.A.* Milliampereometer; *W* Wippe; *V.Gl.* Versuchsglas. An Stelle der Batterie wurde bei anderen Gläsern eine Abzweigung des 220 Volt Maschinengleichstromnetzes angebracht. Liegt die Wippe *W* so, daß Kontakt bei 1 besteht, so ist das Meßinstrument eingeschaltet. Ist hingegen bei 2 Kontakt, so gelangt der Strom direkt in das Versuchsglas.

gleichstromnetz an, so hört man einen hohen, singenden Ton. Zweigt man von diesem Netz ein Millivolt zum großen *Edlmannschen* Saitengalvanometer ab, so erhält man, wie Abb. 12 zeigt, nur einen einfachen Ausschlag der Saite, ohne daß Oberschwingungen sichtbar würden. Wird hingegen ein solcher Strom zuerst in eine Induktionsspule geleitet und werden die sekundären Windungen der letzteren mit der Saite verbunden (wobei sich im Stromkreis eine Kapazität von 4 M. F. in Hintereinanderschaltung befand), so erhält man eine Kurve, die in Abb. 12 bei *b*) abgebildet ist. Man sieht, daß die Saite um ihre Ruhelage heftig hin- und herschwingt, und zwar über 700 mal in der Sekunde. Diese Schwingungen sind ziemlich ungleichmäßig. Diesem Maschinenstrom gegenüber haben sich die Forellencier *anders* verhalten als gegen den Akkumulatorenstrom. Dieser ist völlig konstant. Außer der

Stromquelle und dem Versuchsglas mit den Kohleelektroden wurde noch ein großer veränderlicher Widerstand eingeschaltet, durch dessen Verringerung ein Sinken der Spannung des Batteriestromes kompensiert werden konnte. Endlich war noch eine Wippe eingeschaltet, welche gestattete, nach Bedarf ein Milliamperemeter in den Kreis zu bringen. Eine Übersicht über die Schaltung gibt Abb. 11.

Die Angaben des Meßinstrumentes geben nur die den Draht durchfließenden Stromstärke an, nicht aber die Stromdichte, welche in dem Versuchsgefäß zwischen den Elektroden herrscht und auf das Ei wirkt. Erst wenn wir die abgelesenen Zahlen auf die Querschnittseinheit des Versuchsgefäßes umrechnen, so erhalten wir die *Stromdichte*. Wenn wir

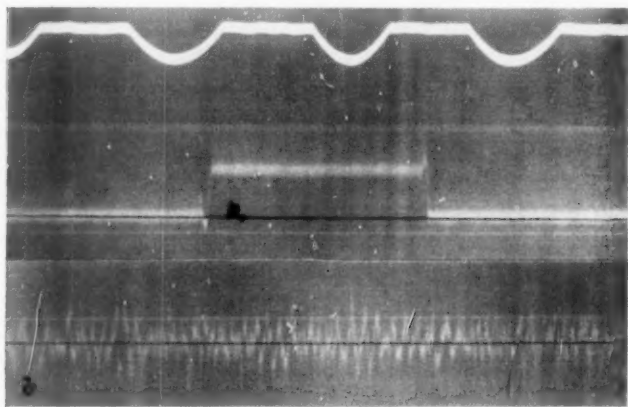


Abb. 12. Stromkurven des Maschinengleichstroms.
Erste Zeile (oben) Zeit in $\frac{1}{3}$ Sek. Zweite Zeile Maschinengleichstrom von 1 Millivolt bei α durch die Seile geleitet. Dritte Zeile β Stromesschwankungen eines durch den Maschinen gleichstrom in einem *De Bats-Regnaud'schen* Induktorium, ohne Unterbrecher, erzeugten Stromes.

diese angeben, sind wir von der jeweiligen Versuchsanordnung unabhängig und können die einzelnen Werte miteinander vergleichen. Unter den folgenden Zahlenangaben sind immer die *Stromdichten* verstanden worden.

Die Stromdichte ist dasjenige, was den Biologen am meisten interessiert. *Herrmann* und *Matthias*¹⁾ haben daher vorgeschlagen, für die Stromdichte ein einheitliches Maß zu benutzen. Die Autoren schlagen in der zitierten Arbeit vor, 1 Ampere pro qmm mit \mathcal{A} zu bezeichnen. Diese Einheit ist aber für den Physiologen viel zu groß. Daher sollte der millionste Teil eines Ampere, ein Megampere oder $\frac{1}{1000000}$ Milliampere pro qmm von ihm als Einheit benutzt und mit δ bezeichnet werden. Da *Poggendorf* ein hervorragender Anteil an der

¹⁾ *Herrmann: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 57.*

Aufstellung des Begriffes der Stromdichte zukommt, schlägt *Herrmann* vor, diese Einheit nach ihm mit 1 Poggendorf zu bezeichnen. In den folgenden Protokollangaben werde ich mich stets an die sehr praktische und zweckmäßige Einheit halten.

Man darf aber nicht glauben, daß die *Stromdichte im Forellenei* selbst etwa der Dichte in dem umgebenden Medium entsprechen würde. Dies würde nur dann zutreffen, wenn beide, Medium und Forellenei den gleichen Widerstand oder, was dasselbe ist, dieselbe Leitfähigkeit aufwiesen. Dies ist aber naturgemäß nicht der Fall, da ja nach den Untersuchungen von *Gray* das Forellenei ein relativ guter Leiter ist. Im Sinne des *Kirchhoffschen* Gesetzes tritt in einem Konglomerat von Körpern mit verschiedener Leitfähigkeit eine derartige Verteilung der Stromlinien ein, daß sie sich in guten Leitern zusammendrängen, während sie im schlechten Leiter nur spärlicher nachzuweisen sind. In unserem Falle, wo die Durchströmung in Leitungswasser stattfindet, wird die Stromdichte im Forellenei größer sein, als sie der Berechnung nach der Querschnittseinheit entsprechen würde. Um wieviel sie größer sein wird, kann zunächst nicht so ohne weiteres angegeben werden, da wir die Leitfähigkeit des Forelleneies nicht genau kennen.

Die Temperatur schwankte zwischen 8 und 10°, war aber meist 8,5°. Um die Forelleneier in den Gläsern gut unterzubringen — d. h. eine leichte Zugänglichkeit für die Stromlinien zu schaffen, allseitiges Umspültwerden mit frischem Wasser zu ermöglichen und die Eier der Sauerstoffversorgung wegen nicht allzu weit von der Oberfläche zu entfernen — wurde folgende Anordnung getroffen: Zwischen die beiden Arme des U-förmigen Glasstabes, der die oberen Enden der Kohlenplatten am Zusammenfallen verhindern sollte, wurde ins Wasser hinein ein Streifen Verbandstoff gehängt, auf dem die Eier nebeneinander Platz fanden. Gegenüber der im Vorjahre beschriebenen Methode wurde jedoch die Verbesserung angebracht, daß der Verbandstreifen nach vorn und hinten zu durch einen Streifen aus gleichem Material abgeschlossen wurde, so daß ein aus durchlässigem Gewebe gebildeter Trog entstand, dessen Boden von der Wasseroberfläche etwa 15 mm weit abstand. Außerdem wurden die Längsseiten des Troges durch eingenähte dünne Glasstäbchen verstärkt und horizontal ausgespannt. Der Sand, der bei den früheren Versuchen den Boden des Gefäßes bedeckte, wurde hier weggelassen. Abb. 10 zeigt noch die alte Versuchsanordnung, wo der Verbandstoff *V* ohne Seitenwände und Versteifung herabhängt, sowie auch noch den Sandgrund des Gefäßes.

Die Versuche wurden im Dezember 1922 und Januar 1923 im physiologischen Institut in Wien ausgeführt. Eine photographische Wiedergabe der gesamten Versuchsanordnung findet sich in der oben zitierten Arbeit (Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen).

Es wurden Eier der See- und Bachforelle, von Bastarden von Bach- und Lochleivenforelle sowie Eier der Regenbogenforelle verwendet. Diese stammten aus zwei verschiedenen Gegenden von Niederösterreich. Die erste Portion erhielten wir am 1. Dezember von Herrn Prof. *Hacmpel*, dem wir hierfür herzlich danken (ungefähr 100 Eier). Die Laichfische stammten aus *Traismauer*; die Eier wurden auf der Hochschule für Bodenkultur befruchtet, in kaltem Leitungswasser ins Institut gebracht und konnten bereits 2 Stunden nach der Befruchtung in die Kulturgläser eingesetzt werden. Die Eier stammten von zwei verschiedenen Individuen. Das eine Tier lieferte kleine gelbe Eier, das andere große weiße.

Die zweite Portion stammte wieder wie bei den Versuchen des Vorjahres aus der biologischen Station in *Lunz*, deren Leiter, Herr Dr. *Ruttner*, uns in liebenswürdigster Weise über 2000 Eier zur Verfügung stellte. Auch ihm sei herzlich gedankt. Auch diese Eier stammten von verschiedenen Tieren und wurden auch von verschiedenen Männchen befruchtet. Die meisten Männchen lieferten jedoch nur je einen Tropfen Sperma, nur von einem Tier wurde Samenflüssigkeit in sehr reichlicher Menge erhalten, so daß wir annehmen dürfen, daß fast alle Eier von einem Männchen befruchtet worden sind. Die Befruchtung erfolgt nach der »trockenen Methode« am 9. XII. 1922 um 18^h. Die Eier wurden hierauf in fließendes Wasser gebracht, wo sie bis zum nächsten Morgen verblieben. Sie wurden sodann in runden Gläsern auf Schnee verpackt, die Gläser möglichst gut wärmeisoliert und nach Wien gebracht. Der Transport dauerte 12 Stunden. Während dieser Zeit und am ersten Tag nach dem Transport gingen etwa ein Drittel der Eier zugrunde. Die unbeschädigten Eier wurden nach der Ankunft sofort in die Kulturgläser eingesetzt. Die Einstellung in die Gläser und die Einschaltung des elektrischen Feldes erfolgte 46 Stunden nach der Befruchtung.

Die Eier der einzelnen Tiere der Lunzer Portion unterschieden sich voneinander durch Farbe und Größe. Die Bachforelleneier waren heller, während die Eier der Seeforelle einen intensiver gelben Ton hatten. Von einem Tier, das ein Bastard zwischen der *Lochleivenforelle* und der Bachforelle war und kleine weiße Eier lieferte, wurde noch vor der Befruchtung ein Teil der Eier abgesondert, während der übrige Teil mit den andern Eiern befruchtet wurde. Es konnten so jederzeit die Eigenschaften des befruchteten und des unbefruchteten Eies miteinander verglichen werden. Von all diesen Eiern wurden auch die Proben für die chemische Untersuchung entnommen.

Eine dritte Portion von einigen Eiern stellte uns Herr Prof. *Hacmpel* im Laufe des Monats März zur Verfügung, was uns wegen der Kontrolle sehr erwünscht war. Sie stammten von Regenbogenforellen.

Die Versuche wurden so ausgeführt, daß die Eier in verschiedenen Gläsern unter normalen Bedingungen aufgezogen und erst zu bestimmten Zeitpunkten in andere Gläser übertragen wurden. Dort wurden sie entweder mit Akkumulatorenstrom oder mit Maschinenstrom behandelt und verblieben dort so lange, bis die ersten Zeichen des Globulinausfalles, das Weißwerden bzw. das Fleckigwerden der Eier beobachtet wurden.

2. Die Trübung des Forelleneies durch den Strom.

Forelleneier können lange Zeit in einem elektrischen Felde leben, wenn die Stromstärke einen gewissen Maximalwert nicht überschreitet. Solche untermaximale, nicht letal wirkende Stromstärken wurden bei den Elektrokulturversuchen verwendet. Dabei waren die Eier während der ganzen, über 50 Tage dauernden Entwicklungszeit von Stromlinien durchzogen. Wenn die Stromstärke aber das Maximum überschreitet, so werden die Eier nach einer bestimmten Zeit trüb, d. h. es treten in dem sonst leicht durchscheinenden Ei weiße, opake Flecken auf, die sich rasch vergrößern und sehr bald das ganze Ei in eine undurchsichtige weiße Kugel verwandeln. Dieses Weißwerden ist bedingt durch den Ausfall der im Eiinnern enthaltenen Globuline. Bringt man nämlich ein solcher Art getrübbes Forellenei in eine schwache Lösung eines Neutralsalzes, z. B. in eine 0,7% NaCl-Lösung, so tritt sehr bald eine Aufhellung des Eies ein, so daß es einem normalen vollkommen gleich sieht. In der Salzlösung ist nach der Aufhellung Globulin nachzuweisen, das z. B. bei Verdünnen der Lösung mit destilliertem Wasser wieder ausfällt. Bringt man durch eine Neutralsalzlösung aufgehellte Eier wieder in Leitungswasser oder in destilliertes Wasser zurück, so tritt nach kurzer Zeit wieder eine Trübung auf.

Das Forellenei antwortet auf jede elektrische Schädigung, gleichgültig welche Stromform, mit einem Globulinausfall. Bei Gleichstrom beginnt die Schädigung des Eies immer an jener Seite, die dem +Pol am nächsten liegt und schreitet von dort nach der anderen Seite des Eies, die gegen den —Pol zu liegt, weiter. Wenn der Strom nicht allzu stark ist, ist die Grenze zwischen getrübbem und nicht getrübbem Anteil außerordentlich scharf und steht immer senkrecht zu den Stromlinien¹⁾. Bei unseren Versuchen, wo als Elektroden parallele Kohle-

¹⁾ Diese Abgrenzung der Polfelder »intraelektrolytär« durchströmt, also frei im flüssigen elektrischen Felde liegender »runder« reaktionsfarbiger Körper mit Niveauflächen des Feldes fand W. Roux 1892 an Froscheiern und an Schrotkörnern von Blei. Er verwandte sie des weiteren zur Sichtbarmachung der Niveauflächen des ganzen flüssigen elektrischen Feldes, wodurch auch der rechtwinklig zu ihnen orientierte Verlauf der Stromlinien sich erschließen läßt. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl., Bd. 101, Abb. 3. 1892 und

platten dienten, zwischen denen die Stromlinien gleichmäßig übergingen, stand die Trübungsgrenze immer parallel zu den Kohlenplatten. Aus diesen Versuchen können wir schließen, daß die Trübung immer dort beginnt, wo die Stromlinien in das Ei eintreten. Eine Reihe solcher Eier, die in jenem Stadium fixiert wurden, wo erst die eine Hälfte trüb, die andere aber noch völlig klar war, ist in der oben zitierten Arbeit von *Scheminzy* in der *Biochem. Zeitschr.* abgebildet.

Von dieser Art der Trübung können auch bei Gleichstrom Abweichungen auftreten. An *unbefruchteten* Eiern haben wir wiederholt beobachtet, daß zwar die Trübung in der beschriebenen Weise von der dem positiven Pol gegen-

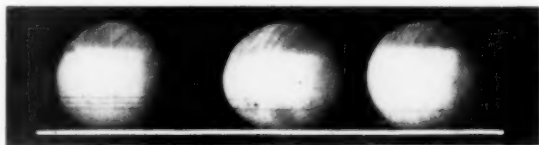


Abb. 13. Getrübte, *unbefruchtete* Eier mit der hellen Kalotte.

über liegenden Seite gegen den negativen fortschreitet, daß aber nach einer gewissen Zeit nur etwa $\frac{3}{4}$ des Eies, und zwar im unteren Teile getrüb sind, während oben eine helle Kalotte entweder dauernd oder sehr lange Zeit übrig bleibt. Drei solche *unbefruchtete* Eier sind in Abb. 13 dargestellt. Es ist bereits früher erwähnt worden, daß zwischen dem animalen und vegetativen Pol Differenzen in der Zusammensetzung bestehen. Der animale Pol wird durch die Ölkugeln immer nach oben gedreht; wie aus der Abbildung hervorgeht, sind nun die Eier in der Gegend des *animalen Poles* nicht getrüb. Dies ist wohl durch die chemische Differenzierung erklärbar. Am befruchteten ergreift die Trübung das ganze Ei, weil ja sehr bald infolge der Cytoplasmawanderung eine Durchmischung eintritt.

Werden sehr starke Ströme angewendet, so kann die Trübung an aller Art von Eiern an mehreren Stellen zugleich auftreten. Diese Trübungen sind zum Teil punktförmig, besonders gern treten sie aber in Form von eingedellten Ringen auf. Eine solche ringförmige Trübung stellt Abb. 14 dar. Sie ist wiederholt beobachtet worden, wenn durch irgendeinen Zufall am Schalttisch eine Verbindung zustande kam, die den Vorschaltwiderstand eliminierte. Es ging dann ein sehr starker Strom durch die Kultur und das Phänomen der ringförmigen Trübung konnte einigemal an hundert Eiern sofort nach Stromschluß oder nach ganz kurzer Zeit beobachtet werden. Bei sehr starkem Strom kommt es auch vor, daß die getrübte Stelle nicht an der Seite zuerst auftritt, welche dem + Pol gegenüber liegt, sondern es kann der Globulinausfall auch an der oberen oder unteren Seite des Eies beginnen, ja sogar auch an derjenigen, welche dem — Pol gegenüber liegt.

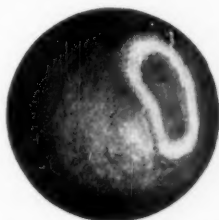


Abb. 14. Ei, durch starken Strom ringförmig getrüb.

Roux, Gesamm. Abhdl. II, S. 541—765, 1895. Siehe auch *Scheminzy*: Über den Einfluß dauernder elektrischer Durchströmung auf Lebewesen. I. Mitteilung. Dieses Archiv Bd. 98, S. 335.

Von Interesse waren auch Versuche mit dem sinusförmigen Strom der Lichtleitung. Leider konnten wir, da unser Material zu Ende ging, nur wenige Versuche machen. Die Trübung begann gewöhnlich punktförmig oder ringförmig, und zwar in den unteren Abschnitten des Eies und setzte sich nach beiden Seiten hin fort. Im allgemeinen zeigte sich, daß der Wechselstrom zur Trübung etwa die gleiche Zeit benötigt wie ein ebenso starker Maschinengleichstrom; mitunter war aber die zur Trübung nötige Zeit etwas kürzer, mitunter auch etwas länger. Einmal wurde auch der Einfluß einer Stromwendung untersucht. Verschiedene Eisorten wurden mit einem Gleichstrom von 4.2 δ 15 Min. lang behandelt, hierauf der Strom gewendet und die Zeit bestimmt, in der eine Trübung auftritt. In diesem Falle verging eine längere Spanne Zeit als wenn der Strom in der ursprünglichen Richtung die Eier hätte beeinflussen können. Die Trübung trat vielfach an der alten + Seite auf.

Wenn wir die bis jetzt mitgeteilten Ergebnisse zusammenfassen, so sehen wir, daß eine spezifisch polare Wirkung des Gleichstroms vorliegt, indem die Trübung von der + Seite ausgeht. Es ist nun die Frage zu entscheiden, ob diese Wirkung des + Poles von der des — Poles qualitativ oder quantitativ verschieden ist, d. h. ob die Fähigkeit, die Globulinausfällung hervorzurufen, einzig und allein dem + Pol zukommt oder ob der + Pol diese Eigenschaft nur in verstärktem Maße besitzt. Hier müssen erst weitere Untersuchungen einsetzen.

Ein Urteil darüber kann man sich in gewissem Sinne aus den Versuchen mit dem Wechselstrom bilden, wenn auch die paar Versuche, die wir ausführen konnten, vielleicht nicht eine endgültige Entscheidung erlauben. Würde dem + Pol allein die Fähigkeit zu trüben zukommen, so müßte zur Trübung mit Wechselstrom die doppelte Zeit nötig sein, die der Gleichstrom dazu braucht. Nun haben unsere Untersuchungen keine sehr wesentliche Verlängerung der Trübungszeit ergeben. Diese merkwürdige Fähigkeit kommt daher dem + Pol zwar nicht allein, aber in verstärktem Maße zu. Die Sicherheit dieser auf nur wenigen Versuchen beruhenden Folgerung wird noch dadurch vermindert, daß selbst in der Wirkung konstanter und inkonstanter, bzw. sich rasch verändernder Gleichströme ein Unterschied besteht. Auf diesen Unterschied werden wir später bei der Wirkung des Maschinenstromes zurückkommen. Hier sei nur erwähnt, daß der Maschinenstrom infolge der bereits früher besprochenen Oberschwingungen die Trübung viel rascher hervorruft als ein gleichstarker Akkumulatoren- oder Batteriestrom. Die Tatsache, daß bei starken Strömen auch auf der dem — Pol zugekehrten Seite des Eies Trübungsflecken auftreten können, würde auch dafür sprechen, daß sich die Wirkung der beiden Pole nur durch die Stärke der Trübungsfähigkeit unterscheidet.

Daß in der Wirkung des + und — Poles Differenzen bestehen, ist längst bekannt. Es sei an das *Pflügersche* Zuckungsgesetz erinnert. Aber auch bei Dauerwirkungen des Stromes, wie sie bei Versuchen über Elektrokultur zur Beobachtung kommen, können polare Differenzen festgestellt werden. So hemmt der + Pol das Wachstum von Bakterien mehr als der — Pol. Das gleiche gilt für die Wachstumshemmung von Pflanzenwurzeln. Keimlinge,

welche mit dem + Pol einer starken Batterie verbunden sind, werden bei bloßer Aufladung, aber auch bei Durchströmung stets mehr geschädigt als wenn sie als Kathode dienen. Diese Schädigung von wachsenden Keimlingen ist sogar auch dann zu beobachten, wenn durch besondere Anordnung und vorsichtige Dosierung der — Pol eine Förderung des Wachstums bedingt. Werden Pflanzen durch hochgespannte Elektrizität bestrahlt, so soll nach der Angabe verschiedener Autoren allerdings der gegenteilige Effekt auftreten. Das heißt, es tritt eine größere Förderung des Wachstums ein, wenn das Bestrahlungsgitter über den Pflanzen mit dem + Pol verbunden ist, während die Kathode zur Erde abgeleitet wird. Eine ausführliche Besprechung der hierher gehörigen Angaben der Literatur findet man in der bereits zitierten Arbeit von *Scheminzy* über Elektrokultur.

Bei schwachen Strömen steht, solange der Globulinausfall noch nicht das ganze Ei ergriffen hat, die äußerlich sichtbare Trennungslinie zwischen getrübbtem und klaren Anteil immer senkrecht zu den Stromlinien. Diese Erscheinung steht aber, wie noch später auseinander-gesetzt werden wird, zum Verlauf der Stromlinien in keiner direkten Beziehung.

Hier ist es am Platze, auf ähnliche Befunde von *Roux*¹⁾ hinzuweisen, welcher Froscheier und Embryonen verschiedener Tiere mit Gleich- und Wechselströmen in einer 1%igen Kochsalzlösung, also »intraelektrolytär«, durchströmt hat. Die Eier verfärben sich an den gegen die Elektroden gewendeten Polseiten, indem dort Protoplasma in feinen Körnchen und Tröpfchen durch die Eirinde tritt. Die zwischen diesen Polfeldern gelegene äquatoriale Zone ist lange Zeit nicht sichtbar verändert. Polfelder und Äquatorialzone grenzen einander bei runden Objekten mit kreisförmigen Flächen ab, welche in der Richtung der Äquipotentialflächen verlaufen, daher auf die Stromlinien senkrecht stehen. *Roux* nennt diese typisch lokalisierten und gestalteten Erscheinungen »morphologische Polarisationen«. Interessanterweise konnten solche Veränderungen an den den Polen zugekehrten Stellen auch an anderen, nicht »lebenden« Objekten, so an Metallkugeln, Gallertmassen usw. beobachtet werden. Sie treten nach *Roux* überall dort auf, wo Stromlinien von einem Elektrolyten in einen leitenden Körper ein- und austreten. Inwieweit die Versuche von *Roux* zu den unseren in Beziehung stehen, soll erst später untersucht werden.

3. Das Verhältnis von Trübungszeit zur Stromstärke.

Wenn wir Forelleneier in ein elektrisches Feld bringen, so tritt die Trübung nach einer bestimmten Zeit in der geschilderten Weise auf. Wir wollen die Zeit, welche vom Einschalten des Stromes bis zum ersten

¹⁾ W. Roux: Über die morphologische Polarisation der Eier und Embryonen durch den elektrischen Strom. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl., Bd. 101, Abt. III. 1892. — Derselbe: Über die polare Erregung der lebendigen Substanz durch den elektrischen Strom. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 63 und 66. 1896 und 1897. — Derselbe: Die Entwicklungsmechanik. *Roux* Vorträge und Aufsätze Nr. 1. 1905. — Derselbe: Anmerkung zu *Pentimallis* Abhandlung. *Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen* Bd. 28, S. 274. 1909. — Derselbe: Meine entwicklungsmechanische Methodik. *Abderhaldens Handbücher der biolog. Arbeitsmethoden*, Abt. V, Teil III. 1923.

Auftreten eines trüben Fleckes vergeht, *Trübungszeit* nennen. Diese Zeit steht in inniger Abhängigkeit von der Stromstärke. Eine Gewöhnung an den Strom bei längerer Behandlung mit schwachen Strömen ist nirgends zur Beobachtung gelangt. Bringt man aber z. B. ein mit schwachen Strömen vorbehandeltes Ei mit einem nicht behandelten gleichzeitig in ein starkes Feld, so tritt im vorbehandelten Ei allemal die Globulinkoagulation früher auf.

Zunächst ließ sich feststellen, daß die Eier, welche von verschiedenen Tieren stammten, sich auch durch die erforderliche Trübungszeit voneinander unterschieden. Ein Individuum lieferte z. B. große gelbe Eier. Diese benötigten beispielsweise zur Trübung im Mittel bei einer Stromdichte von 2 δ 105 Min., während große weiße Eier eines anderen Tieres bei derselben Stromdichte 277 Min. benötigten. Diese Zahlen sind aber wiederum nur Mittelwerte, da auch die einzelnen Eier selbst eine verschiedene Empfindlichkeit aufweisen. Es können bei Eiern desselben Tieres Differenzen von 10–15 Min., mitunter noch darüber eintreten. Da wir für die Bestimmung von Trübungszeiten bei unseren vielen Versuchen für jedes einzelne Experiment nur wenige Eier verwenden konnten, sind die einzelnen Zahlen nicht als absolut sichere Werte, sondern nur als Annäherungswerte zu betrachten. Das ist aber für den Zweck der vorliegenden Untersuchungen völlig ausreichend, da eine exakte Bestimmung der Trübungszeit keinen Wert hat und die Feststellung ausreicht, daß zwischen den Eiern verschiedener Individuen große Differenzen bestehen.

Schon bei den Versuchen, welche vor zwei Jahren durchgeführt wurden, konnte festgestellt werden, daß die Trübungszeit der Stromstärke umgekehrt proportional ist. Wir haben nun heuer an den verschiedenen Eisorten Versuche ausgeführt, die wir in den folgenden Tabellen 2 und 3 wiedergeben.

Tabelle 2. Stromdichte und Trübungszeit. Unbefruchtete Eier aus Lunz (Individuum C), 23. Versuchstag (Maschinenstrom).

| M. A. Absolute Stromstärke | δ Stromdichte | Mittlere Trübungszeit in Min. | Stromdichte \times Trübungszeit |
|-------------------------------|-------------------------|----------------------------------|-----------------------------------|
| 10 | 2,8 | 85,0 | 238,0 |
| 15 | 4,2 | 40,0 | 168,0 |
| 20 | 5,6 | 29,0 | 162,4 |
| 30 | 8,4 | 16,5 | 138,6 |
| 40 | 11,2 | 14,0 | 156,8 |
| 45 | 12,6 | 12,0 | 151,2 |
| 50 | 14,0 | 7,5 | 105,0 |
| 70 | 19,6 | 6,0 | 117,6 |
| 100 | 28,0 | 6,0 | 168,0 |

Tabelle 3. Stromdichte und Trübungszeit. Verschiedene Eisorten aus Lunz, 4.—7. Versuchstag, Maschinenstrom.

| Stromstärke absolut in M. A. | Strom- dichte in δ | a mittlere Trübungszeit in Min.; b Trübungszeit \times Stromdichte | | | | | | | |
|------------------------------------|---------------------------------|--|-------|-----------------|-------|--------------------------------|-------|----------------------------------|-------|
| | | große gelbe (A) | | große weiße (B) | | kleine weiße (C) befruchtet | | kleine weiße (C) unbefruchtet | |
| | | a | b | a | b | a | b | a | b |
| 7 | 2,0 | 105 | 210,0 | 277 | 554,0 | 255 | 510,0 | 277 | 554,0 |
| 8 α^1 | 2,3 | 95 | 218,5 | 95 | 218,5 | 95 | 218,5 | 95 | 218,5 |
| 8 β | 2,3 | 110 | 253,0 | 110 | 253,0 | 110 | 253,0 | 260 | 598,0 |
| 10 | 2,8 | 110 | 308,0 | 165 | 462,0 | — | — | — | — |
| 15 | 4,2 | 90 | 378,0 | 105 | 441,0 | — | — | — | — |
| 20 | 5,6 | 50 | 280,0 | 85 | 476,0 | — | — | — | — |
| 35 | 9,8 | 40 | 392,0 | — | — | 15 | 147,0 | 35 | 343,0 |
| 50 | 14,0 | 15 | 210,0 | 15 | 210,0 | 15 | 210,0 | 15 | 210,0 |

Zum Verständnis der Tabellen ist folgendes zu bemerken: Tab. 2 bezieht sich auf unbefruchtete Eier des Individuums C aus der Lunzer Portion. Die erste Kolonne gibt die abgelesene Stromstärke an, die zweite Kolonne die daraus für die mittlere Querschnittseinheit des Versuchsgefäßes berechnete Stromdichte in Poggendorf ($1 \delta = 1/1000$ M. A. pro qmm), die dritte Kolonne gibt die mittlere Trübungszeit in Minuten, in der vierten endlich wurde das Produkt aus Stromstärke und Trübungszeit berechnet. Die der Tab. 2 zugrunde liegenden Versuche wurden am 23. Versuchstag mit Maschinengleichstrom durchgeführt. Die Tab. 3 gibt dieselben Daten für verschiedene andere Eier der Lunzer Portion. Das Individuum A lieferte große gelbe Eier, das Individuum B große weiße, vom Individuum C stammen kleine weiße Eier, welche aber nur zur Hälfte befruchtet wurden, so daß vom selben Individuum auch unbefruchtete Eier verglichen werden konnten. Die Kolonne a gibt die Trübungszeit in Minuten, Kolonne b wieder das Produkt aus Trübungszeit und Stromdichte. Diese Versuche wurden zwischen dem 4. und 7. Versuchstage ebenfalls mit Maschinenstrom angestellt. Die Angabe des Tages, an dem die Versuche durchgeführt wurden, ist von Bedeutung, weil, wie später noch beschrieben werden wird, die Empfindlichkeit sich im Laufe der Entwicklung ändert und daher an verschiedenen Tagen schon bei gleicher Stromstärke verschiedene Werte erhalten werden müssen. Aus dieser Tatsache erklärt es sich auch, daß das Produkt aus Trübungszeit und Stromdichte, welches ja nichts anderes ist als Zeit \times Reizstärke in Tab. 2, viel weniger stark von einem mittleren konstanten Wert abweicht als die gleichen Zahlen der Tab. 3, weil diese eben an vier Tagen gewonnen wurden und daher die Veränderung der Empfindlichkeit während dieser Zeit mit hinein spielt.

Wenn wir die Zahlen der Tabelle ansehen, so fällt uns zunächst der besprochene Unterschied zwischen den einzelnen Eisorten deutlich ins Auge. Weiters ist aus den Tabellen zu entnehmen, daß mit einigen Ausnahmen das Produkt Trübungszeit \times Stromstärke sich immer in derselben Größenordnung bewegt. Wir würden daraus die Folgerung ableiten können, daß eben Zeit und Stromdichte umgekehrt proportional

¹⁾ α und β beziehen sich auf zwei verschiedene Versuche.

sind und daß ihr Produkt für eine bestimmte Eisorte innerhalb eines kleinen Abschnittes der Entwicklungszeit konstant ist. Eine solche Beziehung zwischen Reizintensität und Zeit ist auch für andere Erscheinungen beschrieben worden und wird in der allgemeinen Physiologie als *Hyperbelgesetz* bezeichnet, weil die graphische Darstellung dieser Beziehung eine Hyperbel ergibt¹⁾. Ganz allgemein finden wir dieses Gesetz in der Elektrochemie, wo ja der Effekt immer der Strommenge direkt proportional ist, wobei eben Strommenge nichts anderes bedeutet als Stromstärke \times Zeit.

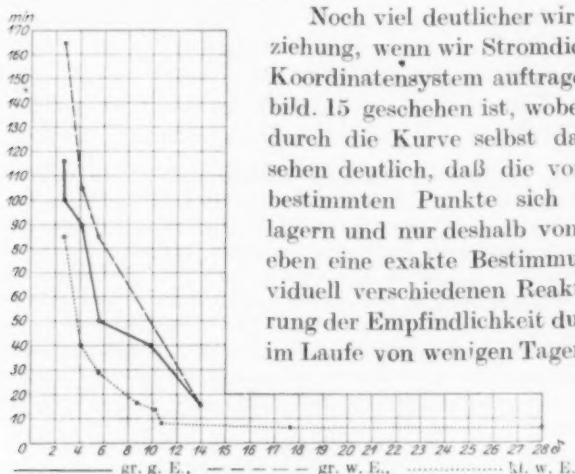


Abb. 15. Trübungszeit und Intensität des Stromes.
In der Ordinatenachse die Zeit bis zum deutlich sichtbaren Beginn der Trübung. Als Abszisse die Stromdichte in Poggendorfeinheiten (β).
gr. g. E. große gelbe Eier (Individuum A, Lunz), } 4.—6. Versuchstag,
gr. w. E. große weiße Eier (Individuum B, Lunz), }
kl. w. E. kleine weiße unbefruchtete Eier (Individuum C, Lunz), 23. Versuchstag.
× bezeichnet die Werte, die durch das Experiment bestimmt wurden.
Diese Punkte sind durch Linien zu einer Kurve verbunden.

kalisch-chemischen Gesetzen gehorcht.

Es interessierte uns nun festzustellen, ob der Embryo vor der Trübung zugrunde geht oder aber ob vielleicht die Trübung, d. h. der Globulinausfall eine sekundäre Folge des Ei- und Embryotodes ist. Über diesbezügliche Versuche ist bereits in der Arbeit des einen berichtet worden, welche in der Biochem. Zeitschr. (Über die verschiedene Empfindlichkeit usw., a. a. O.) erschienen ist. Es hat sich dabei herausgestellt, daß das Sterben des Embryo der Trübung sehr lange Zeit vorausgeht, und daß beide Erscheinungen wohl nicht miteinander zusammenhängen.

Noch viel deutlicher wird uns aber diese Beziehung, wenn wir Stromdichte und Zeit in ein Koordinatensystem auftragen, wie es in der Abbild. 15 geschehen ist, wobei dann das Produkt durch die Kurve selbst dargestellt wird. Wir sehen deutlich, daß die von uns experimentell bestimmten Punkte sich um eine Hyperbel lagern und nur deshalb von ihr abweichen, weil eben eine exakte Bestimmung wegen der individuell verschiedenen Reaktion und der Änderung der Empfindlichkeit durch die Entwicklung im Laufe von wenigen Tagen, ja innerhalb eines Tages, nicht möglich ist.

Aus diesen Befunden würden wir wohl schließen können, daß die Globulinausfällung durch den Strom ein Vorgang ist, der rein physi-

¹⁾ Siehe *Verworn*: Erregung und Lähmung. Verlag Fischer, Jena. 1914.

4. Über den Unterschied zwischen Batterie- und Maschinengleichstrom.

Der eine von uns hat bei seinen Versuchen über Elektrokultur (Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech., a. a. O.) feststellen können, daß jedenfalls in den ersten Zeitabschnitten nach der Befruchtung der Maschinenstrom heftiger wirkt als der Batteriestrom, d. h., daß die Eier bei ersterem früher getrübt werden. Weiters zeigte sich, daß die Embryonen aus Eiern, welche im elektrischen Feld aufgezogen wurden, kleiner waren als die Kontrollen, wobei die mit Maschinengleichstrom behandelten Eier wiederum etwas kleinere Embryonen lieferten als die, welche von dem Batteriestrom beeinflusst worden waren. Dieser Unterschied in der Wirkung schien sich allerdings im letzten Teil der Entwicklung zu verwischen. Wir haben nun bei der vorliegenden Untersuchung in mehreren Fällen Batterie- und Maschinenstrom in bezug auf die Trübungszeit miteinander verglichen und die obigen Befunde bestätigen können. Es seien zunächst einige Daten in Form einer Tabelle wiedergegeben.

Tabelle 4.

Unterschied in der Trübungszeit bei Batterie- und Maschinenstrom.

| Strom- dichte δ | Trübungszeit in Minuten für verschiedene Eisorten | | | | | | | | | |
|---------------------------|---|-----|-----------|-----|-----------------|-----|-------------------|-----|---------|----|
| | gr. gelbe | | gr. weiße | | kl. weiße befr. | | kl. weiße unbefr. | | Traism. | |
| | B | M | B | M | B | M | B | M | B | M |
| 1,96 | 1395 | 105 | 1575 | 277 | ∞ | 255 | ∞ | 277 | 80 | 60 |
| 2,24 | 195 | 110 | 195 | 110 | 320 | 260 | | | | |

gr. gelbe bedeutet große gelbe Eier, gr. weiße = große weiße, kl. weiße befr. = kleine weiße befruchtete, kl. weiße unbefr. = kleine weiße unbefruchtete, Traism. endlich Eier aus der Traismaurer Portion. B ist Trübungszeit für Batterie-, M Trübungszeit für Maschinenstrom.

Aus der Tabelle geht hervor, daß in der Wirkung des Batterie- und Maschinenstromes große Unterschiede bestehen. Die Ströme selbst unterscheiden sich untereinander wie schon erwähnt dadurch, daß der eine völlig konstant ist, während der andere Oberschwingungen (774) aufweist. Wir müssen wohl die differente Wirkung diesen Oberschwingungen zur Last legen.

Ein Strom wirkt um so weniger reizend, je gleichbleibender seine Spannung ist. So ist den Elektrotherapeuten bekannt, daß Galvanisation mit Batteriestrom etwas anderes ist als die Benützung des Stromes einer Gleichstromleitung oder eines Anschlußapparates. Man versucht zwar, durch Drosselspulen und Kondensatoren diese Oberschwingungen auszumerzen, indessen scheint dies nach den Angaben

von Kowarschik¹⁾ nicht ganz zu gelingen. Der genannte Autor gibt an, daß nach seinen klinischen Erfahrungen die Patienten etwa um 10–20% mehr an Batteriestrom vertragen.

Garten²⁾ hat die physiologische Wirkung des Maschinenstromes mit derjenigen eines Stromes, der von einer Akkumulatorenbatterie geliefert wird, in Laboratoriumsexperimenten verglichen. Es zeigte sich, daß zwischen beiden kein wesentlicher Unterschied besteht. Er bestimmte die Reizschwelle für die Beugermuskulatur des Unterarmes und erhielt die gleichen Werte; auch das Stechen und Brennen während der Stromdurchleitung war bei beiden Strömen nicht voneinander zu unterscheiden. Bei direkter Zuleitung zum Nerven eines Frosehnervmuskelpreparates konnte durch entsprechende Abstufung das Pflügersche Zuckungsgesetz in allen seinen Stufen demonstriert werden, ohne daß die genannten Schwankungen störten. Wurde hingegen der Maschinenstrom zuerst in einen Induktionsapparat geleitet und die sekundäre Spule mit einem Nervmuskelpreparat verbunden, so machten sich die primären Stromschwankungen dadurch geltend, daß sie einen sekundären Wechselstrom induzierten, durch den das Präparat in einen Tetanus versetzt wurde (siehe oben Kurve des Saitengalvanometers).

Es sind daher unsere Versuche deshalb interessant, weil durch sie zum erstenmal ein Beweis für die besondere biologische Wirksamkeit des Maschinenstroms erbracht wurde. Daß diese besondere Wirkung bei Dauerversuchen (Elektrokultur) besonders deutlich in Erscheinung tritt, ist ja selbstverständlich.

5. Durchströmungszeit und Latenzzeit.

Für die Erklärung der Trübung ist es nun von großer Bedeutung, ob der Globulinausfall eine primäre oder sekundäre Folge des Stromdurchganges ist. Zu diesem Zwecke wurde untersucht, ob die Trübung bei einem mit elektrischem Strom vorbehandelten, aber noch klaren Ei auch dann noch — wenn auch später — eintritt, wenn das Ei aus dem elektrischen Felde entfernt wird. Mit anderen Worten: es sollte untersucht werden, ob es für die Trübung auch eine Latenzzeit gäbe.

Zu diesem Zwecke wurde folgender Versuch ausgeführt: Es wurden mehrere Eier gleichzeitig in durchströmtes Wasser gebracht, dann wurde in Abständen von 5 Min. je ein Ei aus dem elektrischen Felde entnommen und in ein Glas gebracht, durch das kein Strom floß. Es wurden 10 solcher Versuche an verschiedenen Eisorten und mit verschiedenen Stromstärken durchgeführt. Zunächst konnten wir beobachten, daß die Trübung auch nach Ausschalten des Stromes eintritt,

¹⁾ Kowarschik, Jos.: Elektrotherapie. Berlin: Julius Springer. 1920. S. 19.

²⁾ Garten, Siegf.: Elektrophysiologie. Tigerstedts Handbuch der physiologischen Methodik. S. Hirzel, Leipzig 1912.

und zwar durchaus nicht sofort, sondern oft erst nach längerer Zeit. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle konnten wir beobachten, daß das Ei um so rascher getrübt wurde, je länger es vorher im Stromfeld verweilt hatte. Nur bei einem Versuche erhielten wir kein solches Resultat; es handelte sich dabei um große gelbe Eier, welche uns aber schon von früheren Versuchen her als unverläßlich bekannt waren. Bei einer Wiederholung reagierten sie aber so wie die anderen (siehe Abb. 15). In drei Fällen fand sich zwar die erwähnte Beziehung bestätigt, aber ein Ei (von sechs) differierte. Dies ist bei der großen individuellen Verschiedenheit der Eier verständlich.

Es sollen zunächst zwei solche Versuche in Tabelle 5 und 6 wiedergegeben werden. Wir wollen in Anlehnung an bekannte physiologische Bezeichnungen die Zeit, in welcher der Strom auf das Ei eingewirkt hat, mit *Durchströmungszeit* bezeichnen und die Zeit, die dann vom Herausnehmen des Eies aus dem Feld bis zum Eintritt der Trübung im stromlosen Wasser verbracht wurde, mit *Latenzzeit*.

Tabelle 5. Durchströmungs- und Latenzzeit.

14. Vers.-Tag, kleine gelbe Eier, befruchtet, aus Lunz. 5,6 j.

| Ei Nr. | Durchstr.-Zeit | Latenzzeit |
|--------|----------------|-------------------|
| 1 | 3 Min. | ∞ |
| 2 | 5 " | 84 Std. |
| 3 | 10 " | 34 " |
| 4 | 15 " | 1 $\frac{3}{4}$ " |
| 5 | 25 " | 0 ¹⁾ |
| 6 | 35 " | 0 |

Tabelle 6. Durchströmungs- und Latenzzeit.

Große weiße Eier, unbefruchtet, aus Lunz. 21. Vers.-Tag. 11,2 j.

| Ei Nr. | Durchstr.-Zeit | Latenzzeit |
|--------|----------------|-----------------|
| 1 | 5 Min. | 125 Min. |
| 2 | 10 " | 30 " |
| 3 | 15 " | 10 " |
| 4 | 20 " | 0 ¹⁾ |
| 5 | 25 " | 0 |

Aus der Tabelle geht hervor, daß nicht nur die Latenzzeit um so kürzer wird, je länger der Strom eingewirkt hat, daß vielmehr die Latenzzeit viel rascher abnimmt als die Präsentationszeit wächst. Dies wird besonders deutlich, wenn wir einige der Versuche graphisch darstellen, wie es in Abb. 16 geschehen ist. Auf der Ordinatenachse wurde die Latenzzeit in Minuten, auf der Abszissenachse die Durchströmungszeit, ebenfalls in Minuten, auf-

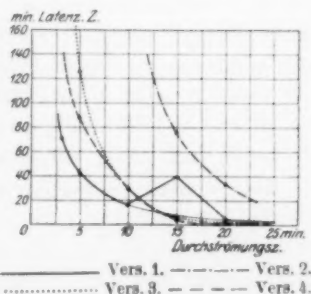


Abb. 16. Graphische Darstellung der Beziehungen zwischen Latenz- und Durchströmungszeit.

¹⁾ Latenzzeit 0 heißt, daß die Eitrübung schon im Glas, wo die Eier durchströmt wurden, aufgetreten ist, und zwar in dem Moment, in dem sie herausgenommen werden sollten.

getragen. Die experimentell bestimmten Punkte, welche durch Kreuzchen angedeutet sind, lassen sich zwanglos zu Kurven verbinden, aus denen die erwähnte Beziehung der rascheren Abnahme der Latenzzeit ohne weiteres hervorgeht.

Die Kurve des Versuches 1 stammt von großen weißen Eiern, welche am 14. Versuchstage mit 5,6 δ behandelt wurden. Diese Versuche gehören zu jenen, bei welchen *ein* Wert deutlich aus der Reihe herausspringt. Dieser Knick ist ebenfalls voll gezeichnet worden, während der zu erwartende Verlauf der Kurve dünn ausgezogen ist.

Versuch 2 wurde mit großen gelben Eiern angestellt als Wiederholung des oben erwähnten Versuches, der ganz unregelmäßige Werte gab. Stromdichte 11,2 δ am 21. Versuchstage.

Versuch 3 betrifft große weiße unbefruchtete Eier, 11,2 δ , am 21. Versuchstag. Die Kurve gehört zur wiedergegebenen Tabelle 6.

Versuch 4 endlich wurde mit kleinen gelben Eiern angestellt, die am 14. Versuchstage mit 5,6 δ behandelt wurden. In dieser Kurve ist statt Minuten Stunden zu lesen; diese Eisorte hat sich als ganz besonders widerstandsfähig erwiesen. Zu dieser Kurve gehört die Tabelle 5.

Es muß noch eine weitere Beobachtung erwähnt werden. Wenn die Eitrübung einige Zeit nach Entfernung aus dem elektrischen Feld, also nach einer gewissen Latenzzeit, eingetreten ist, so beginnt auch sie in Form von Flecken oder Ringen und schreitet genau so, wie früher beschrieben, langsam fort, bis sie schließlich das ganze Ei ergriffen hat. Oder mit anderen Worten: Ist die Globulinfällung einmal eingeleitet, so ist die weitere Fällung vom Strom völlig unabhängig. Hat ein Strom aber nur ganz kurze Zeit auf ein Ei eingewirkt, z. B. 3 Min., wie auf das Ei Nr. 1 in dem Versuch, der durch Tabelle 5 wiedergegeben wird, so kann das Ei dauernd oder wenigstens sehr lange Zeit völlig unbeschädigt und klar bleiben. Es gilt also für die Globulinausfällung ein »Alles- oder Nichts-Gesetz«, d. h., wirkt der Strom zu kurze Zeit so kommt es zu keiner Fällung; wird aber der Schwellenwert überschritten, so fällt das gesamte Globulin aus, nur nach der Stärke des Stromes und seiner Einwirkungsdauer in kürzerer oder längerer Zeit,

Der elektrische Strom muß daher im Forellenei eine Veränderung bewirken, welche erst sekundär zur Globulinkoagulation führt. Wie weitere Versuche ergeben haben, ist diese primäre Veränderung eine Schädigung der Eimembran. *Die unter normalen physiologischen Verhältnissen semipermeable Eimembran wird permeabel.* Durch die permeable Membran diffundieren die Neutralsalze aus dem Ei hinaus. Da aber die Neutralsalze das Globulin in Lösung halten, muß das Globulin ausfallen, wenn dies ihm entzogen werden.

6. Die Membranschädigung als Ursache des Globulinausfalles.

Die Forelleneier werden nicht nur durch den elektrischen Strom getrübt, sondern der Globulinausfall tritt im Gefolge jeder Eischädigung auf: In den meisten Fixationsmitteln werden die Eier trüb (nur Formol und Formolgemische machen eine Ausnahme); das Gleiche gilt von der Schädigung der Eier durch Hitze und Kälte oder durch raschen Temperaturwechsel, wie auch für Druck, Fall und Stoß.

Gray¹⁾ hat festgestellt, daß die Eier bei jeder Reizung Elektrolyte verlieren. Er wies dies nach durch Untersuchung der Leitfähigkeit des Wassers, das die Eier umgab. Das Ausmaß der Leitfähigkeitszunahme ist direkt proportional der Zahl der geschädigten Eier. Um die früher geschilderten Versuche besser verwerten zu können, lag uns daran festzustellen, ob das Austreten der Elektrolyte im wesentlichen vor, während oder nach der Trübung stattfindet. Zu diesem Zwecke wurde folgende einfache Versuchsanordnung aufgebaut.

Das Gefäß, in welchem das Austreten der Elektrolyte studiert werden sollte, wird durch Abb. 17 gezeigt. Die Eier (*E*) befinden sich in einem T-förmigen Rohr (*T*). Der quere Schenkel hatte etwa 10 mm Durchmesser und war etwa 45 mm lang. Seine Enden waren durch je einen Gummipropfen (*G*) verschlossen, an dessen innerer Fläche eine gut vernickelte Messingplatte (*El*)²⁾ sich anlegt, die den ganzen Querschnitt ausfüllt. Die Gummipropfen waren so lang, daß sie über die Enden des Querstückes hinausragten und gleichzeitig als Verschuß eines je an beiden Enden des Querstückes angesetzten Winkelrohres (*W*) dienten. Die Gummipropfen waren ihrer Länge nach von Zuleitungsstäben zu den Elektroden durchbohrt und von ihnen aus führte eine Drahtspirale (*D*) nach außen. Der Längsschenkel des T-Rohres ragte vertikal nach aufwärts und hatte etwa einen Durchmesser von 5–6 mm, gerade ausreichend, um ein Forellenei noch durchtreten zu lassen. An diesem Schenkel wurde das Apparatchen gefaßt und in eine mit Wasser gefüllte Glaswanne getaucht, um bei konstanter Temperatur arbeiten zu können. In das T-Rohr wurde gewöhnliches Leitungswasser bis zu einer Marke am vertikalen Schenkel eingefüllt und dann wurden drei Eier hineingeworfen.

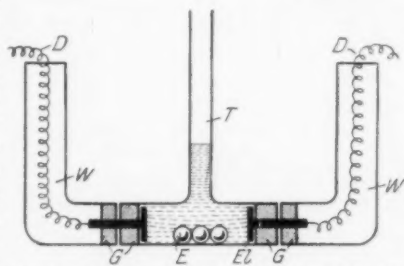


Abb. 17. Gefäß zur Bestimmung des Elektrolytaustrittes aus dem Forellenei.

Zur Leitfähigkeitsmessung wurde die gewöhnliche, bekannte Versuchsanordnung mit der Brücke benutzt. Als Stromquelle diente das neue, speziell für Leitfähigkeitsmessungen von Scheminzky konstruierte Wechselstrominduktorium³⁾. Der Einfachheit halber benützten wir als »Reizstrom«, der

¹⁾ Gray, J.: Exosmosis from animal cells. Journ. of physiol. Bd. 55, Nr. 5/6, S. 322–325. 1921.

²⁾ Platinbleche standen uns nicht zur Verfügung.

³⁾ Scheminzky: Ein neues Induktorium für Leitfähigkeitsmessungen mit Wechselstrombetrieb. Zeitschr. f. physik. Chem. 1923. Auch Biochem. Zeitschr. Bd. 136, H 4/6.

die Trübung einleiten sollte, jenen Strom, der zur Messung der Leitfähigkeit durch die Gefäße ging. Der Strom des verwendeten Induktors ist ein nahezu symmetrischer Wechselstrom, bei welchem zwei steil verlaufende Schläge kurz aufeinander folgen und dann eine kleine Pause kommt. Dieser Strom wurde zunächst 5 Min. lang durch das Gefäß geschickt und durch ihn die Eier geschädigt. In Abständen von 5 zu 5 Min. wurde dann der Widerstand im Gefäß gemessen. Die Kapazität unseres Gefäßes haben wir nicht bestimmt; es kam ja nur darauf an, den relativen Verlauf der Leitfähigkeitskurve darzustellen und nachzusehen, ob der größere Teil der Leitfähigkeitszunahme vor oder nach dem Auftreten der Trübung liege.

Wir wollen zunächst zwei solcher Versuche in Form einer Tabelle wiedergeben.

Tabelle 7. Zunahme der Leitfähigkeit während der Eitrübung.

A. 3 kleine weiße unbefruchtete Eier, 20. Versuchstag. Wasserwiderstand 15,330 Ohm (15°).

| Zeit (Min.) | Temp. | Widerstand Ohm | Anmerkung |
|-------------|-------|----------------|---|
| 0 | 15° | 13,220 | Strom geht von 0—15 Min. dauernd durch zwei Eier getrübt drittes Ei getrübt |
| 5 | 15° | 11,360 | |
| 10 | 15° | 8,408 | |
| 15 | 15° | 6,474 | |
| 25 | 15° | 6,050 | |
| 35 | 15° | 5,610 | |
| 50 | 15° | 5,540 | |

B. 3 große gelbe Eier, 12. Versuchstag. Wasserwiderstand 17,784 (13,5°).

| Zeit (Min.) | Temp. | Widerstand Ohm | Anmerkung |
|-------------|-------|----------------|--|
| 0 | 13,9° | 10,307 | 0—5 Min. dauernd Stromdurchgang zwei Eier getrübt drittes Ei getrübt |
| 5 | 14,0° | 7,605 | |
| 10 | 14,0° | 5,827 | |
| 15 | 14,0° | 4,953 | |
| 22 | 14,0° | 4,554 | |
| 30 | 14,1° | 4,353 | |
| 45 | 14,2° | 4,158 | |
| 90 | 14,5° | 3,821 | |

Aus der Tabelle 7 sowie aus der graphischen Darstellung des Abschnittes 7 A in Abb. 18 geht also hervor, daß der größte Teil der Widerstandsabnahme im Gefäß in die Zeit vor dem Eintritt der Trübung fällt. Da die Zunahme der Leitfähigkeit nur durch das Herausdiffundieren der Elektrolyte zu erklären ist, so sehen wir, daß vor dem Eintreten der Trübung der größte Teil der diffusiblen Salze das Ei verlassen hat. Die Menge, die nach der Trübung austritt, ist un-

vergleichlich geringer, was aus den kleineren Differenzen zwischen den einzelnen Bestimmungen, bzw. aus dem flacheren Verlauf der Kurve zu ersehen ist.

Daß die Membran wirklich permeabel wird, ersehen wir auch daraus, daß die Trübung wieder verschwindet, wenn man das Ei in eine 0,7%ige Kochsalzlösung bringt. Das NaCl dringt ein und stellt die Löslichkeitsbedingungen für das Globulin wieder her. Es tritt aber auch Globulin aus dem Ei heraus, was durch einfache Verdünnung der NaCl-Lösung erkannt werden kann. Die Membran wird also nach der Schädigung auch für Kolloide durchgängig.

Diese Versuche beweisen somit, daß die primäre Wirkung des Stromes tatsächlich eine Schädigung der Eimembran ist. Von Interesse ist nun, daß ein unterbrochener, bzw. oszillierender Gleichstrom rascher die Membran angreift als ein konstanter.

Es wird weiter unten berichtet werden, daß die Empfindlichkeit der Forelleneier sich im Laufe der Entwicklung ändert. Es wäre nahelegend, dabei an eine verschiedene Empfindlichkeit der Eimembran zu denken. Wie später noch auseinandergesetzt werden wird, hat wohl die Membran an der Veränderung der Gesamtempfindlichkeit keinen Anteil. Doch reagiert die Membran in den späteren Entwicklungsstadien rascher auf die schädigende Wirkung des Stromes. Das ersehen wir daraus, daß selbst ein nicht letal wirkender Strom, wie ihn der eine von uns bei seinen Elektrokulturversuchen verwendet hat, in der letzten Periode der Entwicklung dennoch eine Membranzerstörung einleiten oder wenigstens begünstigen kann. Daß die Membran zur Zeit des Schlüpfens brüchiger und dünner wird, ist bereits in der Einleitung beschrieben worden. Bei Einwirkung schwacher Ströme während der ganzen Entwicklungsdauer kommt es aber zu einem früheren Ausschlüpfen der Tiere. Diese Verschiebung des Schlüpftermins kann bis zu 8 Tagen betragen. Wie aber die damaligen Untersuchungen ergeben haben, handelt es sich dabei nicht um eine Entwicklungsbeschleunigung; denn die Tiere der Elektrokultur unterschieden sich weder makroskopisch noch mikroskopisch von den Kontrollen. Die Tiere verlassen einfach deshalb früher das Ei, weil die Membran durch den Strom zerstört wird.

Die größere Empfindlichkeit der Membran wird auch dadurch demonstriert, daß vom 43. Versuchstage an häufig ein Aufreißen der Eihülle, ein Absterben und Hervorquellen des Inhalts zur Beobachtung gelangt.

Über die Festigkeitsänderung der Membran wird auch im nächsten Abschnitt berichtet werden.

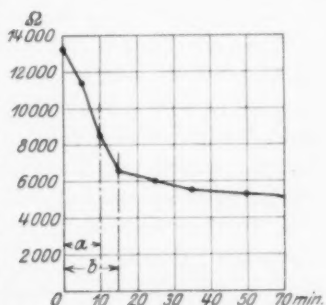


Abb. 18. Die Abnahme des Wasserwiderstandes durch Austritt von Elektrolyten aus dem Forellenei.

a Zeitabschnitt, in der der Strom dauernd durch das Gefäß ging und zugleich Zeitabschnitt, in welchem sich zwei Eier getrübt haben. b Zeitabschnitt, in welchem sich alle drei Eier getrübt haben. In der Abszissenachse die Zeit in Min., in der Ordinatenachse der gemessene Widerstand in Ω . Hierzu Tabelle 7 A.

7. *Die Änderung der Empfindlichkeit gegenüber dem elektrischen Strom im Laufe der Entwicklung.*

Schon in der ersten Arbeit über die Globulinkoagulation am Forelleneier (Biochem. Zeitschr. a. a. O.) konnte der eine von uns berichten, daß die Strommengen, welche die Trübung herbeiführen können, im Laufe der Entwicklung zu verschiedenen Zeiten durchaus nicht immer dieselben sind, oder mit anderen Worten, daß die Empfindlichkeit der Forelleneier sich verändert. Im allgemeinen konnte damals festgestellt werden, daß die Empfindlichkeit sinkt, die Widerstandskraft zunimmt und daß die Stromstärke, welche am Ende der Entwicklung nach 24 Stunden zur Trübung führt, ungefähr zehnmal so groß sein muß wie jene, welche in den ersten Tagen der Entwicklung hierzu nötig war.

Die Arbeiten von Hein¹⁾ haben nun gezeigt, daß die Forelleneier auch gegen Wärme und Kälte sowie gegen Druck, Fall und Stoß im Laufe der Entwicklung verschiedene Empfindlichkeit aufweisen. Auch hier ist eine Abnahme der Empfindlichkeit zu verzeichnen, aber sie verläuft nicht etwa gleichmäßig von der Befruchtung bis zum Schlüpfen. Aus der Arbeit des genannten Autors geht hervor, daß nach der Befruchtung die Empfindlichkeit zunächst ansteigt, um etwa in der Zeit vom 13. bis zum 16. Tage nach der Befruchtung (bei etwa 8°) ein Maximum zu erreichen und erst von da an bis zum Ende der Entwicklung kontinuierlich abzusinken. Ein solches Maximum im zweiten Fünftel der Entwicklung ist bei den Versuchen des Vorjahres in bezug auf den elektrischen Strom deshalb nicht festgestellt worden, weil genaue Bestimmungen erst nach dem zweiten Fünftel der Entwicklung einsetzen.

Wir haben daher heuer unser Augenmerk besonders auf jenen Teil der Empfindlichkeitskurve gelenkt, welcher zwischen dem 1. und 30. Tag liegt. Wir haben dabei in Abständen von wenigen Tagen immer die Zeit bestimmt, in der ein Maschinenstrom von bestimmter Stärke bis zum ersten Auftreten der Trübung einwirken mußte. Wir wählten die ziemlich hohe, in allen Versuchen selbstverständlich gleiche Stromdichte von 5,6 δ, die auch noch bei geringer Empfindlichkeit die Trübung in nicht allzu langer Zeit eintreten läßt. Wir wollen zunächst die Trübungszeit für verschiedene Eisorten in Tabelle 8 zusammenstellen.

Diese Daten werden noch augenfälliger, wenn man sie graphisch darstellt, wie es in Abb. 19 geschehen ist. Bei allen Eisorten mit Aus-

¹⁾ Hein, W.: Über die absolute Druckfestigkeit der Bachforelleneier. Allgem. Fischereiztg. Nr. 16. München 1907. — Derselbe: Über die Wirkungen von Druck, Stoß und Fall auf die Entwicklung der Bachforelleneier. Ibid. Nr. 18/19. — Derselbe: Über die Wirkungen plötzlicher Temperaturschwankungen auf die Eier und Brut von Bachforellen. Ibid. Nr. 23. 1911.

Tabelle 8. Trübungszeit für 5,6 δ im Laufe der Entwicklung für Maschinengleichstrom.

| Vers.- Tag | Trübungszeit verschiedener Eisorten in Min. | | | |
|---------------|---|-----------------------|----------------------------------|-------------------------------|
| | Indiv. A, gr. gelb | Indiv. B, gr. weiß | Indiv. C, kl. weiß befruchtet | Indiv. C, kl. weiß unbefr. |
| 6. | 50 | 85 | | |
| 10. | 30 | 55 | 45 | 33 |
| 12. | 35 | 23 | 25 | 33 |
| 14. | 40 | 40 | | 25 |
| 18. | 40 | | | |
| 20. | 43 | 50 | 62 | 26 |
| 24. | 48,5 | 65,5 | 60 | 29 |
| 30. | 197 | 215 | 233 | |
| 35. | 300 | 300 | 300 | 30 |

nahme der unbefruchteten Eier sehen wir, daß die Widerstandskraft gegen den 12.—14. Tag zu schnell absinkt, um an dem genannten Tage ihr Minimum zu erreichen. Erst von diesem Tage an tritt, und zwar in annähernd gleichmäßiger Weise, eine Zunahme der Widerstandskraft auf.

Eine ebenfalls schon früher mitgeteilte Beobachtung konnte dabei neuerlich bestätigt werden. Die unbefruchteten Eier behalten nämlich während der ganzen Zeit, die sie am Leben bleiben, dauernd dieselbe Empfindlichkeit. In Abb. 19 ist bei kleinen weißen Eiern sowohl die Kurve für befruchtete wie auch für unbefruchtete Eier gezeichnet worden und wir sehen, daß die unbefruchteten Eier eine Empfindlichkeit besitzen, welche annähernd dem Minimum der befruchteten Eier entspricht. Ob das eine konstante Beziehung ist oder nur zufällig, konnte zunächst nicht entschieden werden, weil uns nur die eine Reihe von Parallelversuchen vorliegt. Diese Versuche werden fortgesetzt.

Von noch viel größerem Interesse wird aber das Verhältnis der Forelleneier dem elektrischen Strom gegen-

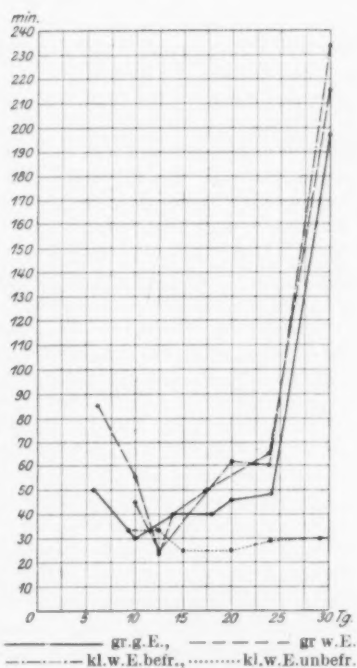


Abb. 19. Kurve der Widerstandskraft der Forelleneier gegenüber dem elektrischen Strom im Laufe der Entwicklung. In der Abszissenachse die Zeit in Tagen nach der Befruchtung, in der Ordinatenachse die Trübungszeit in Min. für 5,6 δ. Hierzu Tabelle 8.

über, wenn wir es mit der Beeinflussung durch Wärme, Druck, Stoß und Fall vergleichen. Die entsprechenden Daten sind den schon zitierten Arbeiten von *Hein* entnommen und die Kurven in Abb. 20 gezeichnet worden.

Die Angaben, welche *Hein* in seinen Arbeiten macht und auch durch Kurven illustriert, können mit den unseren nicht ohne weiteres verglichen werden. *Hein* charakterisiert die Empfindlichkeit nämlich dadurch, daß er den Prozentsatz der unter dem Einflusse des schädlichen Agens zugrunde gegangenen Tiere feststellt. Es ist zwar klar, daß man aus dem Prozentsatz der jeweils geschädigten Eier Schlüsse auf die Empfindlichkeit ziehen kann und daß mit einer Steigerung derselben auch der Prozentsatz steigt. Da unsere Kurven aber Widerstandsfähigkeitskurven sind, so mußten wir die Angaben *Heins* umrechnen. Über die Widerstandsfähigkeit der Eier kann man sich orientieren, wenn man die überlebenden Eier zählt; denn je größer die Widerstandskraft ist, desto mehr Eier werden über die Schädlichkeit hinwegkommen. In den Kurven der Abb. 20 sind daher immer die Prozentzahlen der jeweils die *Schädigung überlebenden Eier* verzeichnet. Man kann zwar selbst dann noch unsere Kurve, gegeben durch die Zeitdauer bis zum Eintritt der Schädigung, in quantitativer Hinsicht, d. h. in bezug auf die absolute Größe der Empfindlichkeit, nicht vergleichen mit einer Kurve, wie sie aus den Prozentzahlen der überlebenden Eier gewonnen wird. Da es uns aber nur auf den relativen Vergleich in bezug auf den Verlauf der Kurve ankommt, so können die einzelnen Kurven ganz ebenbürtig nebeneinander gestellt werden.

Der *Einfluß des elektrischen Stromes* ist wie in unseren früheren Abbildungen dadurch dargestellt worden, daß wir die Zeit angaben, die ein Strom von 5,6 μ jeweils braucht, um die ersten Zeichen der Trübung hervorzurufen. In der Abszisse sind daher die Versuchstage, in der (rechten) Ordinatenachse die Zeit in Minuten aufgetragen worden.

Den *Einfluß der Wärme* hat *Hein* dadurch untersucht, daß er eine Portion Eier aus den 8,9° warmen Bruttrögen entnommen und plötzlich in 25° C warmes Wasser auf die Dauer einer Stunde gebracht hat. Dabei wurde der Sauerstoffgehalt des Wassers in der Nähe des bei dieser Temperatur löslichen Maximums gehalten. In der (linken) Ordinatenachse wurde die Zahl der überlebenden Eier in Prozenten eingetragen. Die Daten sind der Abb. 1 auf S. 508 der oben zitierten Arbeit (1911, Nr. 23 a. a. O.) entnommen.

Den *Einfluß des Druckes* untersuchte *Hein* durch Belastung der Eier mit 250, 500 bzw. 1000 g in einer Zeitdauer von 15 Sek. und 3 Min. Unsere Kurve stellt den Versuch mit 250 g bei einer Belastungsdauer von 3 Min. dar. Die Zahl der am nächsten Tage noch lebenden Eier ist in Prozenten aufgetragen. Daten aus der Tab. 2, S. 386, ex 1907, a. a. O.

Den *Einfluß des Stoßes* studierte *Hein* dadurch, daß er etwa 200 Eier in ein Holzkästchen brachte, dieses mit einem Schläge auf einer horizontalen Ebene wegschleuderte und nach 60 cm Fahrbahn vorsichtig aufhielt. Die überlebenden Eier sind in Prozenten angegeben. Die Daten wurden der Tabelle auf S. 398 (1907, a. a. O.) entnommen.

Den *Einfluß des Falles* untersuchte *Hein* endlich dadurch, daß Eier in ein Holzkästchen gebracht und dieses aus 1 m Höhe auf den Asphaltboden fallen gelassen wurde. Die Zahl der am nächsten Tage noch lebenden Eier wurde in Prozenten aufgetragen. Daten aus der Tabelle auf S. 398, ex 1907, a. a. O.

In der Abb. 20 ist aber außerdem noch die *Festigkeitskurve* gezeichnet worden, welche *Hein* dadurch erhielt, daß er den Druck bestimmte, mit welchem die Eier belastet werden mußten, um sie zum Platzen zu bringen. Um dies

in exakter Weise feststellen zu können, wurde ein kleiner Apparat gebaut, welcher aus zwei halbkugelförmig ausgehöhlten Zinkklötzchen bestand, zwischen welche das Ei gelegt wurde. Die Höhlung war etwas seichter als einer Eihälfte entsprochen hätte, so daß die Klötzchen sich nicht berührten und die Übertragung des Druckes vom oberen Klotz, auf dem das Gewicht befestigt war, auf den unteren nur durch das Ei erfolgen konnte. Die jeweils zum Platzen nötigen Drucke in Gramm sind zur Darstellung der Festigkeitskurve in der (linken) Ordinatennachse aufgetragen. Die Daten sind der S. 339 ex 1907, a. a. O. entnommen.

Es sei erwähnt, daß sich die Angaben von Hein auf die Eier von Bachforellen beziehen. Wir haben unsere Versuche an Bachforellen, Seeforellen, Kreuzungen mit der Lochleivenforelle sowie der Regenbogenforelle ausgeführt. Wir konnten keine prinzipielle Verschiedenheit feststellen, sondern nur Abweichungen, wie sie auch zwischen Eiern verschiedener Muttertiere der gleichen Art vorkommen.

Wenn wir die Kurven der Abbild. 20 betrachten, so ergibt sich eine ganz überraschende Gleichmäßigkeit in ihrem Verlauf. Sie alle konvergieren gegen einen Zeitraum zu, der zwischen dem 13. bis 17. Versuchstage liegt. In diesem Zeitraume liegt das Maximum der Empfindlichkeit¹⁾. Die Abb. 20 ist somit eine Darstellung eines sehr interessanten biologischen Gesetzes, das uns das Verhalten der Forelleneier gegenüber schädlichen Agentien illustriert. Der elektrische Strom wirkt letzten Endes

ja genau so wie Wärme, Fall, Stoß und Druck, indem auch er die Membran zerstört und dadurch sekundär das Globulin zum Ausfall kommt. Vor allen anderen Schädigungen erweist sich die Anwendung des elektrischen Stromes als besonders zweckmäßig, weil er genau gemessen, auf die einzelnen Eier gleichmäßig verteilt und auch leicht dosiert werden kann sowie in seinen Wirkungen leicht zu verfolgen ist. Das aber, was in dieser Mitteilung für den elektrischen Strom gesagt wurde, gilt eigentlich ganz allgemein von allen übrigen Beeinflussungen. Deshalb sind auch diese Beobachtungen als Einleitung zu den folgenden embryochemischen Untersuchungen hier beschrieben worden.

Die Ursache für die verschiedene Empfindlichkeit kann nicht in etwaigen Veränderungen der Eimembran gelegen sein. Die Wider-

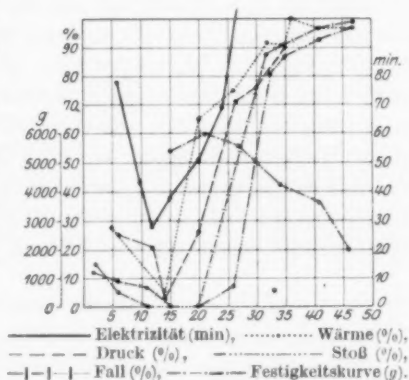


Abb. 20. Die Empfindlichkeit der Forelleneier gegenüber verschiedenen Schädigungen.

¹⁾ Daß für dieses Maximum sich ein Spielraum von mehreren Tagen ergibt, ist dadurch erklärlich, daß, wie schon mehrfach erwähnt, individuelle Unterschiede bestehen sowie Unterschiede der Art. Hierzu kommt noch, daß die verschiedenen Versuchsreihen ja doch nicht bei der absolut gleichen Temperatur durchgeführt worden sind.

standsfähigkeit des Gesamteies nimmt ja gegen das Ende der Entwicklung zu, während die Festigkeit der Eimembran gegen Druck — und, wie die Bemerkungen des vorigen Kapitels gezeigt haben, auch gegen den elektrischen Strom — abnimmt. Die Ursache, warum beim Permeabelwerden der Membran das Globulin in späteren Stadien schwerer ausfällt, muß daher im Ei selbst begründet sein, und zwar in den chemischen Vorgängen, die sich bei der Embryogenese abspielen. Dies wird auch durch die Tatsache bestätigt, daß unbefruchtete Eier sich nicht verändern. Über die Beziehungen zwischen den geschilderten biologischen Eigenschaften und diesen chemischen Umsetzungen soll dann in der zweiten Mitteilung berichtet werden.

Daß ein Zusammenhang mit der Entwicklung besteht, geht schon aus früheren Ausführungen hervor. Denn gerade in jenem Zeitabschnitt, in welchem der Wendepunkt für die Empfindlichkeit bzw. Widerstandsfähigkeitskurve liegt, findet auch ein ganz außerordentlich starkes Längenwachstum statt, wie aus der Tabelle 1 und der Abb. 1 hervorgeht. Desgleichen sehen wir auch in der gesamten Entwicklung, wie uns die Abbildungen der Tafel vor Augen führen, eine besonders große Geschwindigkeit in jener Zeit. Daß damit auch ein besonders reger Stoffwechsel verknüpft ist, ist klar.

III. Zusammenfassung.

In der vorliegenden Untersuchung wurde der Einfluß tödlich wirkender elektrischer Ströme auf Forelleneier untersucht. Es hat sich herausgestellt, daß der Strom von einem gewissen Schwellenwert an das Globulin des Eies zum Ausfall bringt. Die Trübung des Eies, an der der Ausfall erkannt werden kann, beginnt bei Gleichstrom immer an jener Seite des Eies, welche dem + Pol zugekehrt ist. Von dort aus schreitet sie gegen die andere Seite des Eies weiter. Die Grenzfläche, welche getrübbten und klaren Anteil scheidet, liegt senkrecht zu den Stromlinien. Die Trübung beginnt meist punktförmig, kann aber bei starken Strömen auch ringförmig werden. Wechselströme trüben entweder auf beiden Seiten oder zuerst in der unteren Hälfte des Eies. Der Embryo stirbt lange vor Eintreten der Trübung ab.

Stromstärke und Trübungszeit sind einander umgekehrt proportional. Es ist also für den Globulinausfall eine gewisse Strommenge nötig, welche in kurzer Zeit durch einen starken, in längerer durch einen schwachen Strom geliefert werden kann. Die Eier unterscheiden sich in bezug auf die Länge der Trübungszeit je nach Individualität, Art und Abstammung.

Maschinenstrom ruft die Trübung in kürzerer Zeit hervor als Batteriestrom. Er wirkt also heftiger. Der Unterschied zwischen beiden Strömen besteht darin, daß der erstere Oberschwingungen aufweist. Diese müssen die Ursache für die geschilderte Erscheinung sein.

Die Empfindlichkeit der Eier gegenüber dem elektrischen Strom ändert sich im Laufe der Entwicklung in gesetzmäßiger Weise. Sie steigt von der Befruchtung an bis etwa zum 14. Tage (bei 8°) oder bei etwa 112 Tagesgraden. An diesem Tage wird ein Maximum erreicht. Dann sinkt sie wieder bis gegen das Ende der Entwicklung, bis zum Ausschlüpfen der Tiere und zwar ist sie dann etwa $\frac{1}{10}$ der anfänglichen. Die Veränderung ist eine Folge der Entwicklung und nicht des Alters und hängt mit den chemischen Vorgängen während der Embryogenese zusammen. Unbefruchtete Eier verändern ihre Empfindlichkeit nicht. Welche Beziehungen hierbei bestehen, werden erst weitere, speziell chemische Untersuchungen zeigen.

Der Globulinausfall unter dem Einfluß des Stromes ist keine primäre Wirkung. Das haben die Versuche über die Durchströmungs- und Latenzzeit ergeben. Die Trübung tritt um so früher ein, je länger das Ei durchströmt wurde, aber die Trübung kann bei sehr schwachen Strömen, welche nahe der Reizschwelle liegen, erst nach Tagen, nachdem das Ei aus dem elektrischen Felde entfernt wurde, eintreten. Ist die Trübung aber einmal eingeleitet, gleichgültig ob in kurzer oder langer Zeit, so tritt eine vollständige Trübung ein, d. h. der Globulinausfall ist immer ein vollständiger. Für die Trübung gilt also ein »Alles oder Nichts-Gesetz«.

Die primäre Wirkung des Stromes ist wohl eine Schädigung der Eimembran. Das geht daraus hervor, daß vor dem Auftreten der Trübung Elektrolyte das Ei verlassen, welche mit den Methoden der Leitfähigkeitsbestimmung gemessen werden können. Ein solcherart getrübt es Ei hellt sich wieder auf, wenn es in 0,7%ige NaCl-Lösung gebracht wird. In der Lösung ist dann aber auch Globulin nachzuweisen. Die Membran wird unter dem Einfluß des Stromes *permeabel*. Geschädigte Membranen leisten den Bewegungen der Embryonen weniger Widerstand und es kommt vielfach zu einem früheren Schlüpfen, wenn der Reiz sich *unter* jener Schwelle bewegt, bei der es schon zu einem Absterben des Eies kommt. Die hier besprochenen Erscheinungen gelten nicht nur für den elektrischen Strom, sondern auch — wie einige Angaben der Literatur beweisen — für andere Schädigungen (Druck, Fall, Stoß und Wärme). Von allen diesen Agentien hat sich der elektrische Strom als besonders zweckmäßig erwiesen, weil er leicht zu messen und zu dosieren und in seinen Folgen bequem zu beobachten ist.

Speziell die Tatsache, daß die Empfindlichkeitskurve des Eies gegenüber allen Schädigungen denselben Verlauf nimmt, zeigt uns, daß es sich hier um eine gesetzmäßige Reaktion handelt, welche mit den chemischen Umsetzungen während der Embryogenese innig verknüpft ist. Über die Zusammenhänge der biologischen Reaktionsweise mit den chemischen Veränderungen soll in der nächsten Mitteilung berichtet werden.

(Aus dem histologischen Institut der Universität Simferopol [Krym],
Prof. A. Gurwitsch.)

Die Verwertung des Feldbegriffes zur Analyse embryonaler Differenzierungsvorgänge.

Von

Dr. Lydia Felicine-Gurwitsch,

Prosektor am histologischen Institut der Universität Simferopol.

Mit 7 Textabbildungen.

(Eingegangen am 30. April 1923.)

Das von Gurwitsch in die embryologische Forschung eingeführte *Feldprinzip*¹⁾ wurde von ihm bisher nur in den Dienst der Analyse der äußeren embryonalen Formgestaltung, d. h. unter Voraussetzung einer wesentlichen histologischen Homogenität des betreffenden Substrates, gestellt. Da, wo Hand in Hand mit äußerer Formbildung auch innere Differenzierungsvorgänge ablaufen, wurde dabei provisorisch gesetzt, daß durch denselben die Beteiligung der betreffenden Elemente an den in Betracht kommenden Formgestaltungen in keiner Weise beeinflußt wird. Sofern aber der Feldbegriff den Wert eines allgemeinen Prinzips beanspruchen will, muß er sich natürlich auch in Anwendung auf das zweite kapitale Problem der Embryonalentwicklung — der Differenzierungsvorgänge — bewähren. Einen ersten Beitrag in diesem Sinne soll folgende Untersuchung liefern.

Es muß vor allem eine Vereinbarung über Inhalt und Sinn des Begriffes »Differenzierung« getroffen werden. Wir wollen denselben im allgemeinen, d. h. in Anwendung auf Differenzierungen innerhalb hochspezialisierter Gewebe in streng etymologischem Sinne fassen, d. h. ein wirkliches *Differentwerden* von bis dahin gleichartigen Elementen (Neopigenesis im Sinne Roux'), nicht ein Manifestwerden bereits präformiert gewesener Differenzen setzen (Neoevolution Roux').

¹⁾ Über Definition des Feldbegriffes vgl. Gurwitsch, Versuch einer synthetischen Biologie (Schaxels Abhandlungen zur theoretischen Biologie, Heft 17, 1923).

Als *Feld* wird ein Raumesbezirk bezeichnet, in dem die in einem beliebigen Punkte desselben herrschenden Zustände, bzw. Wirkungen, ausschließliche Funktionen der Koordinaten des betreffenden Punktes (ev. auch der Zeit), sind.

Es möge auch der im folgenden mehrfach auftretende Terminus »*Parameter*« kurz erläutert werden: es werden mit demselben die für das ganze Feld gemeinsamen, d. h. seine Eigenart charakterisierenden Eigenschaften bezeichnet.

Versuchen wir nun, die räumliche Verteilung der »different« werdenden Elemente im Momente der ersten Andeutung des Prozesses, zur Darstellung zu bringen, indem wir z. B. die Neuroblasten innerhalb des Zentralnervensystems gedanklich durch Linien verbinden. Es dürfte dabei eine Art Raumgitter resultieren, dessen Knotenpunkte durch Neuroblasten besetzt wären.

Es wäre daher ein Faktor zu ersinnen, dessen Leistung in der Erzeugung eines Raumgitters innerhalb eines bis dahin homogenen Substrates bestünde.

Sieht man von der strengen Durchführung des in seiner ursprünglichen Fassung unhaltbaren Mosaikprinzips ab, so stehen wir hier, wie überhaupt in der Embryologie, vor einer folgenden Alternative: die Differenzierung ist ein Ergebnis der Wechselwirkung an sich gleichartiger Elemente, oder ein Erzeugnis eines, gegebenenfalls gitterartigen, den Elementen superponierten Feldes.

Da die heutige Forschung wohl ganz vorwiegend auf dem Boden der ersten Annahme steht und es sich daher nicht um Einführung eines neuen Begriffes handelt, wollen wir von der Diskussion dieser Möglichkeit vorläufig absehen, und zuerst den Feldbegriff in Anwendung auf unser Problem erörtern, indem wir von der Frage ausgehen, ob die morphogenen Felder, wie sie in den von *Gurwitsch* analysierten Problemen auftreten, auch für unser Vorhaben ausreichen?

Das Wesentliche an seiner Konstruktion liegt für uns in den gesetzten Beziehungen des Feldes zu den einzelnen Elementen, die von *Gurwitsch* als *Normierung*¹⁾ bezeichnet wurde, wodurch besagt werden soll, daß die vom Felde jedem der Elemente aufgedrückten Geschehensparameter nicht etwa individuell verschieden sind, sondern nur als stetige Funktion der Feldkoordinaten variierend gedacht werden. Die hier in Betracht kommenden Differenzierungsvorgänge tragen dagegen einen ausgesprochen cellulär-individuellen Charakter. Wie ließe sich nun eine entsprechende Leistung aus der ursprünglichen Fassung des Feldbegriffes ableiten? Eine Möglichkeit scheint hier vorzuliegen, die zunächst in rein abstrakter Weise dargelegt werden soll.

Denken wir uns die Feldquelle als einen bestimmt umschriebenen Bezirk, von dessen jedem Punkte die Feldwirkung nach allen Seiten »ausstrahlt«, so liegt wohl die Annahme nahe, daß gewisse, recht komplizierte *Interferenzgitter* innerhalb des ganzen Feldes entstehen könnten, deren Knotenpunkte gewissermaßen »ausgezeichnete Punkte« der Feldwirkung liefern müßten, was von einem, eine Differenzierung erzeugenden Felde zu erwarten ist.

¹⁾ Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 30, 32, 39, 51; Biol. Zentralblatt 1912.

Wir sehen demnach, daß die Ableitung eines Differenzierungsfeldes aus den morphogenen Feldern in *Gurwitschs* Sinne keine unüberwindlichen theoretischen Schwierigkeiten bereiten dürfte und jedenfalls als Arbeitshypothese die gleiche Berücksichtigung, wie die Annahme einer Differenzierung durch Wechselwirkung zwischen ursprünglich gleichartigen Elementen beanspruchen darf. Wie weit sie sich aber bewähren kann, läßt sich nur aus der Analyse eines Spezialfalles ersehen. Wir wollen als solchen die *Histogenese der Schepithelien der Netzhaut* wählen, deren Hauptvorteile schon daraus ersichtlich sind, daß es sich 1. um ein Gitter in der Fläche, nicht im Raume handelt, und 2. daß die Differenzierung einen scharf ausgesprochenen Charakter trägt.

Für das Stattfinden der Differenzierung der Schepithelien sind drei Möglichkeiten denkbar:

1. Die betreffenden Elemente sind in ihrer definitiven Anzahl und gegenseitiger räumlicher Lagerung bereits gegeben, bevor die sichtbare Differenzierung, sei es auch in ihren ersten Andeutungen, auftritt. Diese Möglichkeit dürfte in ihrer reinen Form wohl kaum je zutreffen, da der bereits funktionierende Augapfel bei jungen Tieren stets noch an Größe zunimmt.

2. Ein bestimmter zentraler Bezirk der Netzhaut genüge den in 1. gestellten Anforderungen, das Weiterwachstum, bzw. Differenzierung der Netzhautelemente geschehe ausschließlich durch Apposition von der Peripherie her, analog dem periostalen Dickenwachstum des Knochens. Diese Sachlage wird wohl überall verwirklicht, wo die funktionelle Beanspruchung des Sehorgans erst sehr spät beginnt, vor allem natürlich bei Säugern. So finden wir z. B. das Schepithel beim neugeborenen Hunde noch in einem völlig indifferenten Zustande. Am 9. Tage, d. h. 1 Tag vor dem Aufschließen der Lider, findet man erst die ersten Andeutungen der Differenzierung, die noch am 10. Tage nicht mal in den zentralen Retinabezirken vollendet ist. Der Augapfel ist aber bereits so groß, daß die weitere Größenzunahme der Netzhaut wohl ausschließlich auf Rechnung des appositionellen Wachstums von der Peripherie aus, wo noch lange ganz embryonale Zustände herrschen und zahlreiche Mitosen auftreten, zu setzen ist.

Wir dürfen daher in diesen Fällen mit Zuversicht annehmen, daß nach geschetzener Differenzierung der Schepithelien keine weiteren Verschiebungen und Verzerrungen des einmal gesetzten Mosaiks stattfinden, und daß z. B. das aus den Zapfen gebildete Gitter ein getreues und unverzerrtes Bild des Feldgitters liefert.

3. Ein von dem eben geschilderten grundverschiedenes Verhalten finden wir schließlich in denjenigen Typen vor, wo, wie bei freischwimmenden jungen Amphibienlarven, das Sehorgan schon von den allerfrühesten Entwicklungsstadien ab funktionell beansprucht wird. Die

Analyse dieses dritten Entwicklungsganges bildet den Gegenstand vorliegender Untersuchung.

Es lag derselben ein ähnliches Postulat zugrunde wie es für *Gurwitsch* bei der Analyse der Entwicklung der Hutpilze maßgebend gewesen: die verschiedenen vorkommenden Modifikationen des Entwicklungsganges eines gegebenen Organes oder Systems müssen nach Möglichkeit auf ein gemeinsames Prinzip zurückgeführt werden, oder besser gesagt, es kann nur ein Bild befriedigen, das uns in gleicher Weise über die verschiedenen Entwicklungsmodi aufklärt. Dieses Postulat ist für unsere Zwecke insofern aktuell, als der zweite Typus, obwohl an sich wohl keine Handhabe zur eindeutigen Analyse bietend, gleichzeitig für die Deutung der Ergebnisse des Entwicklungsganges des dritten Typus von Belang ist.

Unsere Untersuchung wurde an Kaulquappen von Fröschen (*R. esculenta*) und Kröten (*Bufo vulg.*) durchgeführt.

Die erste Andeutung der Differenzierung der Seh epithelien ist bei ganz jungen, etwa 2—2.5 mm langen Embryonen wahrnehmbar. An der vorher ganz glatten, der Pigmentschicht dicht anliegenden Außenfläche des Retinaepithels machen sich innerhalb eines sehr unbedeutenden (etwa acht Zellen im Durchmesser) Bezirkes einige Erscheinungen geltend, die das Weitere andeuten: die Pigmentschicht hebt sich von der Epitheloberfläche ab (Abb. 1), die bis dahin nicht unterscheidbaren Zellgrenzen deuten sich hier und da durch kuppenförmige Vorwölbungen des Plasmas über die glatte Kontur der Limitans externa an. Diese, in ihrer Entwicklung offenbar voraneilenden Elemente sind zwischen der Mehrzahl der Nachzügler wie eingestreut, eine Erscheinung, die sich noch auf viel späteren Stadien merkbar macht, wo ziemlich hoch differenzierte, bereits als Stäbchen oder Zapfen erkennbare Zellen, zuweilen vereinzelt, aus der Limitans herausragen und dazwischen Komplexe noch ganz indifferenten Epithelzellen eingeschoben sind.

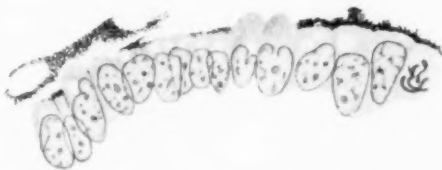


Abb. 1. Erste Andeutung der Differenzierung, sporadisches Auftreten kuppenförmiger Vorwölbungen¹⁾.

Indem die ursprünglich flachen und spärlichen Vorwölbungen schärfer ausgesprochen und zahlreicher werden, macht sich eine auffallende Unregelmäßigkeit und Mannigfaltigkeit im Verhalten sowohl

¹⁾ Alle Abbildungen bei gleicher Vergrößerung (Imm. I, 9 mm, *Krauss*, Okular 3).

der Plasmavorwölbungen als des Durchtretens auch der Kerne durch die Limitans bemerkbar. Ein Blick auf die Abb. 2 wird den Sachverhalt besser als jede Beschreibung erläutern. Als ziemlich konstantes Vorkommnis in den meisten Zellen sind bereits auf frühesten Stadien



Abb. 2. Die Schepithel-schicht in ihrer ganzen Ausdehnung dargestellt. Zwei regelmäßig gestaltete offenbare Stäbchenanlagen. Zu beachten die zahlreichen unregelmäßig gestalteten Kerne, die offenbar auf ein Durchkriechen hinweisen.

Vakuolen zu verzeichnen, die meist dem Kern dicht anliegen und dessen Konturen eindrücken.

Sobald auf den kuppenförmigen Vorwölbungen des Zeliplasmas die ersten Andeutungen der Außenglieder der Schzellen auftreten, wird in vielen Fällen eine ziemlich sichere Diagnose zwischen zukünftigen Stäbchen und Zapfen möglich. Wir treffen nämlich einerseits lange stumpfe und breite, andererseits kurze feine spitzförmig auslaufende, ja nadelförmige Glieder vor. Beiderlei Schzellen unterscheiden sich aber auf diesen Entwicklungsstadien auch durch ihre allgemeine Gestalt: der Plasmaleib der Stäbchen mehr in die Länge gezogen, zylindrisch, regelmäßig mit einer Vakuole versehen, derjenige der Zapfen an der Basis breiter, konisch zulaufend, selten vakuolentragend. Neben diesen scharf ausgeprägten finden sich aber auch zahlreiche Übergangs- oder richtiger Mischformen. So finden wir vielfach eine breite Plasmabasis, wie sie in der Regel einem Stäbchen zukommt, mit einem kurzen für einen Zapfen charakteristischen Gliede kombiniert, usw.

Indem die zuerst auftauchenden spezifischen Zellen in ihrer Histogenese gewissermaßen sporadisch fortschreiten, finden wir noch bis in relativ späte Stadien zwischen denselben ganz indifferente Zellen vor, an denen nicht mal die oben erwähnten kuppenförmigen Vorwölbungen wahrzunehmen sind, der Plasmaleib vielmehr auf einen feinen, den Kern kaum deckenden Überzug beschränkt ist. Dringt man etwas tiefer in die Netzhaut, etwa in die Region der noch kaum angedeuteten spaltförmigen späteren äußeren Retikularschicht vor, so kann man sich über die Herkunft dieser Nachzügler der Schzellenschicht Rechenschaft abgeben. Man sieht nämlich eine Anzahl Kerne aus der zukünftigen Bipolarenschicht sich in der Richtung der Schepithelienschicht zuspitzen und teilweise auch vordringen (Abb. 3), indem sie die spaltförmige Retikularschicht durchsetzen. Es lassen sich zuweilen auch die hinzugehörigen Plasmakonturen in Form kappenförmiger Aufsätze unter-

scheiden. Das Vor- und endgültige Eindringen zahlreicher Zellen tieferliegender Schichten in die Zapfenstäbchenschicht läßt sich in allen Einzelheiten und in großer Bildermannigfaltigkeit bis in relativ späte Stadien verfolgen. Der Vorgang erfolgt zunächst in allen Bezirken der embryonalen Netzhaut, späterhin, nachdem ein kleines zentrales Areal sich definitiv ausgebildet, nur in den peripheren Bezirken. Aus diesen, in die Seh epithelschicht einwandernden Zellen werden offenbar ausschließlich Zapfen ausgebildet. Es läßt sich dieses sowohl aus rein morphologischen wie aus statistischen Befunden folgern. Wir sehen nämlich vielfach an jungen Zapfen, und zwar nur an diesen, gewisse für Wanderzellen, wie z. B. für durchkriechende Leukocyten so charakteristische Unregelmäßigkeiten und Dehnungen der Kernkonturen. Sobald die äußere Körnerschicht zweireihig geworden, sind es dementsprechend die Kerne der Zapfen, die unter geringen Ausnahmen die tiefere Stellung einnehmen. Viel schwerer ins Gewicht fallen jedoch die Zahlenverhältnisse, die uns als Beweis der Einwanderung der späteren Zapfen in die Seh epithelschicht entscheidend zu sein scheinen.

Es wurden kleine Bezirke der Netzhaut verschiedenen Alters abgezählt, die unter sich durchaus vergleichbar sind, indem man stets von der Austrittsstelle des Opticus in dorsaler Richtung ausgeht. Bei den jüngsten Exemplaren werden alle differenzierten Zellen der Netzhaut in

Betracht gezogen, bei älteren nur Bezirke, die etwa so groß sind, daß die Stäbchenzahl möglichst wenig zunehme. Derartige Bezirke dürften natürlich unter sich vergleichbar sein. Die Flächenzunahme von 26 auf rund 70 Zellen im Durchmesser könnte entweder auf appositionelles Wachstum von der Peripherie her, oder auf Intussuszeptions-

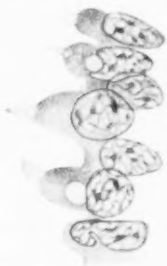


Abb. 3. Etwas späteres Stadium.



Abb. 4. Scharf ausgesprochene Differenzen zwischen Stäbchen und Zapfen.



Abb. 5. Durchkriechen von Zellen aus der Bipolaren- in die Seh epithelienschicht. a jüngeres Entwicklungsstadium — unregelmäßige Vakuolen-
gestaltung, b etwas älteres Stadium.

wachstum durch Vordringen der Zellen aus den tiefer gelegenen Schichten zu beruhen. Da, wie aus der Tabelle sofort ersichtlich, es sich nur um Zunahme der Anzahl der Zapfen, bei gleichbleibender Anzahl von Stäbchen handelt, so müßte ersterenfalls die Anordnung der 20—30 Stäbchen die ursprüngliche bleiben, bzw. alle neu hinzugekommenen Zapfen in Reih und Glied die peripheren Zonen des untersuchten Bezirkes einnehmen. Erfolgt dagegen die Flächenzunahme durch Intussuszeption, so ist natürlich ein Auseinanderweichen des Stäbchenbestandes auf ein größeres Areal und eine annähernd gleichmäßige Verteilung beiderlei Elemente zu gewärtigen. Letztere Eventualität trifft in ganz unzweideutiger Weise zu.

Entsprechende Ausschnitte der Retina nach Alter geordnet:

| Stäbchen | Zapfen | Summe | Verhältnis Zapfen/Stäbchen |
|----------|--------|-------|-------------------------------|
| 20 | 6 | 26 | 0,3 |
| 19 | 8 | 27 | 0,4 |
| 28 | 14 | 42 | 0,5 |
| 23 | 14 | 37 | 0,6 |
| 33 | 22 | 55 | 0,7 |
| 33 | 27 | 60 | 0,8 |
| 37 | 31 | 68 | 0,85 |
| 30 | 26 | 56 | 0,9 |
| 35 | 35 | 70 | 1 |
| 28 | 42 | 70 | 1,5 |

Die fortschreitende Verschiebung des Zapfen/Stäbchenverhältnisses zugunsten ersterer könnte wohl vielleicht nur auf allerfrühesten Stadien durch Umdifferenzierung letzterer erklärt werden, für etwas fortgeschrittene Stadien kommt nur die zweite Eventualität — das Vordringen neuer Elemente aus der Tiefe in Betracht.

Gleichzeitig und wohl in noch größerem Maßstabe findet natürlich das Retinawachstum durch appositionelle Zunahme der Sehzellen von der Peripherie her statt. Dringt man vom Zentrum gegen die Peripherie vor, so nimmt man ein relativ steiles Gefälle in der Ausbildungshöhe der Sehzellen wahr. Drei bis vier Zellen von einer relativ hoch ausgebildeten Sehzelle entfernt finden wir nicht selten gegen die Peripherie indifferente Zellformen mit zahlreichen Mitosen vor. Solche periphere Keimlager, wie man sie bezeichnen könnte, persistieren natürlich ebensolange, wie die Netzhaut überhaupt an Fläche zunimmt. Neben lokaler Zellvermehrung, die hier wohl die Hauptrolle spielt, findet man aber ganz unzweideutige Bilder des Vordringens von Zellen aus der Tiefe und die Sehzellenschicht auch hier vor.

Je weiter die Histogenese peripherwärts um sich greift, d. h. je ältere Entwicklungsstadien in Betracht kommen, desto einfacher, man möchte sagen hastiger geht die Differenzierung vor sich. Die Mannigfaltigkeit und Unbestimmtheit der Gestaltbildung, die wir in den zentralen oder richtiger ältesten Abschnitten der Netzhaut vorfinden, fehlt hier vollständig. Neben ganz indifferenten, von der Pigmentschicht noch bedeckten Zellen finden wir fast ganz unvermittelt wohlgeformte, in ihrer Eigenart unverkennbare, aber auffallend kleine Stäbchen und Zapfen vor (Abb. 6 u. 7). Diese geringen Dimensionen der relativ peripheren Sehzellen haben natürlich nichts mit der Tatsache gemein, daß



Abb. 6. Zwei Stäbchen aus einem 1 mm im Durchmesser großen Auge, das große Stäbchen aus der Zentralregion, das kleine aus der Peripherie, bei gleicher Vergrößerung. Gleiches Entwicklungsstadium bei bedeutenden Größenunterschieden. Zentrales Stäbchen von definitiver Größe (vgl. Abb. 7), aber in der Differenzierung noch bedeutend zurückstehend.

Abb. 7. Zentrale und periphere Stäbchen eines Auges, 2 mm im Durchmesser (bei gleicher Vergrößerung). Gleiche Ausbildungshöhe bei enormen Größendifferenzen. Zwischen Stadien der Abb. 6 u. 7 eine enorme Verschiebung der gegenseitigen zeitlichen Verhältnisse zwischen Wachstum und Differenzierung.

auch in der fertigen Retina die peripheren Zonen von kleineren Sehzellen besetzt sind, da es sich auch in unseren ältesten Objekten noch immer um Netzhautareale handelt, die nur einen geringen Bruchteil des erwachsenen Auges einnehmen, und folglich noch aus vollwertigen Zellen bestehen müssen. Wir stehen demnach vor der sehr bemerkenswerten Tatsache einer streng äquifinalen Histogenese, die in sehr verschiedener Weise vollzogen wird. Es erscheint uns auch auf Grund sehr zahlreicher Bilder unbestreitbar, daß in der Histogenese peripherer Sehzellen gewisse Stadien übersprungen, der ganze Entwicklungsgang gekürzt und vereinfacht wird, obwohl natürlich zugegeben werden muß, daß hier, wie überhaupt bei Behauptungen mehr negativer Art, ein strikter Beweis nur schwer zu erbringen ist.

Die Gesamtheit der mitgeteilten Tatsachen zwingt uns einige Schlussfolgerungen von grundlegender Bedeutung für die Auffassung der studierten Vorgänge auf.

a) Die auf enorme Strecken der fertigen Netzhaut so außerordentlich gleichartigen Stäbchen der Froschretina machen eine im Grunde genommen sehr verschiedenartige Histogenese durch, indem wie wir sahen, der Entwicklungsgang als Funktion der Entfernung des betreffenden Elementes von dem ältesten Bezirke — der Opticuspapille — variiert. Von besonderer Bedeutung erscheint dabei der Umstand, daß diese Variation des Entwicklungsganges als eine *durchaus stetige* Funktion sowohl von der Lage des Punktes als auch offenbar des *Zeitpunktes* der Differenzierung erscheint.

b) Weit mannigfaltiger und bunter ist die Herkunft und der Entwicklungsgang der Zapfen, die ja offenbar zum großen Teil dem ursprünglichen Bestande der Schellenschicht durchaus fremd sind und in ganz unregelmäßiger Weise, in den verschiedensten Zeitpunkten der Entwicklung, in dieselbe eindringen. Es ist aber hier noch der wichtige Umstand zu berücksichtigen, daß im Gegensatz zur auffallend eintönigen Gestaltung der Stäbchen (wo sich neben der vorherrschenden langen nur ab und zu noch kurze Formen vorfinden) die Formmannigfaltigkeit der Zapfen der Froschretina eine auffallend reiche ist, und sich schon von den ersten Entwicklungsetappen ab zuerkennen gibt.

Beide Gruppen von unter a) und b) angeführten Tatsachen lassen sich, allerdings in verschiedener Weise, unter den oben auseinander gesetzten Gesichtspunkten analysieren.

1. Der schon an sich in konsequenter Weise kaum durchführbare Standpunkt einer streng zellulären Determination erfährt einen harten Stoß durch die Tatsache der äquifinalen Differenzierung der Stäbchen. Die etwaigen intrazellulären Bestimmungsfaktoren, die man als *Gene* zu bezeichnen pflegt, müßten in einer langen Reihe von Abstufungen gesetzt werden, wobei letztere als Funktion von den Koordinaten der betreffenden Zelle in bezug auf das Retinaganze und von der Zeit infinitesimal graduirt sein müßten, was eigentlich einer Contradictio nahekommt. Wir hätten daher in ernster Weise nur zwischen der Alternative zu entscheiden, ob die Induktion eines bestimmten Differenzierungsvorganges jeder betreffenden Schzelle auf dem Wege einer Art Wechselwirkung zwischen derselben und der Gesamtheit der anderen Zellen, oder seitens eines Feldes in unserem Sinne erfolgt.

Es wäre natürlich ganz verkehrt, bestimmte Grenzen für die Leistungsfähigkeit der Wechselwirkung der Elemente unter sich stecken zu wollen, da uns ja die allerkompliziertesten Gestaltungen, die nur auf diesem Prinzip beruhen können, genügend bekannt sind; wir brauchen nur neben den allgemein bekannten Eis- und Schneefiguren die inter-

essanten von *Leduc* geschilderten Gebilde zu erwähnen. Es liegt aber hier überall eine Sachlage vor, die sich etwa so charakterisieren läßt, daß ganz unbedeutende, unserer Kenntnis entgehende Differenzen zwischen den in Wechselwirkung tretenden Elementen, bzw. ihrer Umgebung eine ganz ungeahnte und auf den ersten Blick wunderbare Mannigfaltigkeit der resultierenden Gesamtgestaltung ergeben. In den Fällen der präsumierten Wechselwirkung, wie der von uns analysierte es sein soll, ist die Sachlage eine direkt umgekehrte: bei weitgehender Mannigfaltigkeit der angeblich in Wechselwirkung tretenden Elemente sollte in enormer Anzahl ein im wesentlichen gleichartiges Erzeugnis resultieren, d. h. die Differenzen der Ausgangspunkte der Wechselwirkung sich aus irgendeinem Grunde im Laufe der Entwicklung ausgleichen. Es ist nicht zu ersehen, wie sich eine derartige Vorstellung begründen oder auf welche Analogien sich stützen könnte? Ließe sich demnach in einem Differenzierungstypus, wie die Säugerretina einer ist, mit dem Wechselwirkungsprinzip etwas anfangen, da alle in Betracht kommenden Elemente bereits an Ort und Stelle und soweit ersichtlich unter sich gleichartig sind, und es dementsprechend auch das Erzeugnis der Wechselwirkung — das bekannte regelmäßige Mosaik der Säugerretina — ist, so versagt die ganze Konstruktion völlig in unserem Falle der Amphibiennetzhaut. Um so mehr dürfte sich aber hier der Grundgedanke des Feldes bewähren. Wir finden hier in der Tat einen Sachverhalt, der vor allem diesem Begriff eigen ist, *die stetige Änderung der Eigenschaften als Funktion der Lage, bzw. der Koordinaten des Punktes*.

Wenn wir zunächst, um unsere Vorstellung des näheren auszubilden, das von *Gurwitsch* in seiner Arbeit über Morphogenese der Gehirnblasen¹⁾ eingeführte Bild benutzen, so können wir folgendermaßen argumentieren.

Die Entwicklung der Netzhaut läuft innerhalb eines Feldes ab, dessen Intensität in der Richtung des fortschreitenden Wachstums zunimmt und dessen Wirkungsareal demjenigen des erwachsenen Organs entspricht. Die jungen Anlagen nehmen demnach einen geringen Bruchteil des Gesamtfeldes und zwar einen solchen von minimaler Intensität ein. Es wäre daher begreiflich, daß die Histogenese der ersten Schzellen gewissermaßen umständlicher und langsamer als die derjenigen, die später daran kommen, abläuft, da die Histogenese letzterenfalls in immer größerer Nähe der Feldquelle abläuft.

Für die Erklärung der *Stetigkeit* in der Änderung des Rhythmus und des ganzen Ablaufes der Histogenese erscheint unseres Erachtens das Feldbild als das einzig adäquate. Es muß aber natürlich auch hier, wie in allen diesbezüglichen Konstruktionen *Gurwitschs* in scharfer

¹⁾ Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 39.

Weise zwischen Feldleistungen oder Feldeigenschaften und Zelleigenschaften geschieden werden, wobei allerdings, im Gegensatz zu den von *Gurwitsch* bisher analysierten Fällen, die Leistungen des Feldes sich nicht nur auf die von den Zellen zurückzulegenden Trajektorien, sondern auch in einer nicht näher definierten Weise auf die inneren Zellvorgänge bzw. auf die Histogenese selbst beziehen. Berücksichtigen wir in näherer Weise die stetigen Modifikationen, die die Histogenese während des Fortschreitens gegen die Netzhautperipherie erfährt, so fällt vor allem der Umstand in die Augen, daß eine ununterbrochene Verschiebung der zeitlichen Verhältnisse zwischen den Vorgängen der Volumzunahme und der eigentlichen Differenzierung der Sehzellen vorliegt, indem die peripheren Zellen in immer ausgesprochenerem Maße »frühreif« werden.

Überlegt man sich, wie tiefgreifend die Verschiedenheit des jeweiligen Mechanismus, in seiner Totalität betrachtet, sein muß, damit das eine Mal ein Differenzierungsvorgang dem Wachstumsvorgange eines betreffenden Gebildes voraneile, das andere Mal erst nachfolge und die stetigen Abstufungen dieser zeitlichen Verschiebungen mit dazu, so läßt hier wohl jeder Deutungsversuch außer dem Feldbilde im Stiche.

2. Für die Darstellung der Histogenese der Zapfen kommt der Feldbegriff in wesentlich anderer Form in Betracht. Es ist hier vor allem die Tatsache zu berücksichtigen, daß dieselben nur zum Teil in der Sehepithelienschicht zu Hause sind, zum nicht unbedeutenden Teil jedenfalls aus den tiefer gelegenen Schichten hineinwandern.

Wir möchten nicht behaupten, daß *alle* einwandernden Zellen zu Zapfen werden, wir konnten uns aber wenigstens für frühe Stadien davon überzeugen, daß es sich zum allergrößten Teil um solche handeln muß.

Es steht uns frei, hier entweder einen Kausalnexus zu erblicken (wobei allerdings Ursache und Folge schwer in eindeutiger Weise bestimmbar wären), oder beide Tatsachen, d. h. Einwanderung und Differenzierung in der Zapfenrichtung, einem gemeinsamen Faktor unterzuordnen. Wir wollen uns letzterer Eventualität anschließen, mit anderen Worten annehmen, daß ein bestimmter Feldfaktor die Zelleinwanderung von Zellen (nicht von *bestimmten* Zellen) in die Sehepithelienschicht und ihre Verwandlung in Zapfen veranlaßt. Es kommt bei dieser Annahme die eingangs diskutierte Hypothese eines durch das Feld erzeugten Gitters in Betracht.

Die spezifische Wirkung soll eben von den Knotenpunkten des Gitters ausgehen. Wir wollen nun sehen, warum diese Annahme sich gegebenenfalls aufdrängt und wie weit sie sich bewährt?

Weder in der jeweiligen embryonalen, noch in der definitiven Anordnung der Zapfen in der Froschretina ist eine Spur des regelmäßigen,

z. B. der Säugerretina eigenen Mosaiks zu erblicken, die einzige überhaupt nachweisbare Gesetzmäßigkeit bezieht sich auf ein Frequenzgefälle der Zapfen vom Zentrum gegen die Peripherie. Diese scheinbare Regelmäßigkeit ist, und zwar im Gegensatz zum regelmäßigen Mosaik, nur in zweifacher Weise zu deuten:

1. entweder als streng zelluläre Prädetermination, d. h. völlige Unabhängigkeit der aus inneren Anlagen sich entfaltenden Histogenese von der Lage der betreffenden Zelle bzw. ihrer Umgebung, oder
2. Induktion der Histogenese durch einen Faktor, der durch die unendlich mannigfaltigen und regellosen Verschiebungen der Zellen innerhalb der Sehzellenschicht unbeeinflusst bleibt. An eine Wechselwirkung der Zellen ist aus oben ausgeführten Gründen nicht zu denken.

Die Entscheidung in dieser Alternative scheint uns ohne weiteres vorgezeigt, da die strenge, hier einzig in Betracht kommende Mosaik, wie schon öfters auseinandergesetzt wurde, ein Ding der Unmöglichkeit ist. Es bleibt nur das eine — an eine Induktion zu denken, es ist aber die Frage, ob der ursprüngliche Gedanke eines Interferenzgitters angesichts der scheinbaren Regelmäßigkeit der Verteilung seiner Erzeugnisse aufrechterhalten werden kann?

Eine nähere Überlegung lehrt uns, daß angesichts des eigenartigen Wachstumsmodus der Froschretina ein anderes Verhalten vom Standpunkte der Grundvoraussetzung gar nicht zu erwarten wäre. Wir müssen ja in der Tat in strenger Weise zwischen dem Ort eines Zapfens im Momente stattfindender Induktion, d. h. eigentlicher Feldwirkung, und seiner späteren Lage, die unaufhörlich nach verschiedenen Richtungen hin durch andrängende benachbarte Zellen verändert wird, unterscheiden. Es kommt noch der Umstand hinzu, daß, da die Histogenese in der Froschretina so außerordentlich frühzeitig einsetzt, das Bild eines Raumgitters nicht etwa im strengen Sinne des Raumpunktgitters der Kristallographie verstanden werden darf, es sich vielmehr um etwas, den sog. kaustischen Linien bei gekrümmten spiegelnden Flächen Analoges handeln müßte. Die mannigfachen Verschiebungen der Zapfen während und nach stattgefundener Histogenese erklären demnach in ungezwungener Weise sowohl ihr häufig gruppenweise gedrängtes Vorkommen, als auch den zuweilen recht auffallenden Altersunterschied benachbarter Elemente.

Es kommt aber noch eine zweite, aus der Grundannahme ableitbare Eigentümlichkeit hinzu. Ein Interferenzstreifen ist natürlich seiner Entstehung nach stets ein nicht scharf umschriebener, sondern an seinen Rändern an Intensität allmählich abnehmender Bezirk. Wirkt er als induzierender Faktor, so ist dementsprechend zu erwarten, daß, sofern

mehr als ein Element seiner Beeinflussung unterliegt, wir in der betreffenden Zellgruppe verschiedene Abstufungen des Induktionsmaßes vorfinden. Diese Erwägung könnte möglicherweise ihre Bestätigung in der Tatsache der auffallenden Mannigfaltigkeit der Formbildung speziell der Zapfen, und zwar im Gegensatz zu derjenigen der Stäbchen finden. Es wäre allerdings verfrüht, diesem Umstande zur Zeit eine allzu große Bedeutung beizumessen.

Wir hätten uns zusammenfassend den Sachverhalt etwa folgendermaßen zu denken: Die Netzhaut ist jeweilig während ihres Wachstums und ihrer Entwicklung einem am betreffenden Orte befindlichen Abschnitte des Gitterfeldes ausgesetzt, durch dessen spezifische Knotenpunkte Zellen aus der Tiefe herangezogen und zu Zapfen gestempelt werden. Da aber das Wachstum der Retina durch Zellvermehrung an den peripheren Zonen, d. h. von dem in Betracht kommenden Faktor ganz unabhängig erfolgt und dementsprechend unaufhörliche und mannigfaltige Verschiebungen der Zellen auch innerhalb der *Retinafläche* stattfinden, werden die soeben als Zapfen induzierten Zellen im allgemeinen aus den Bereichen der Knotenpunkte im allgemeinen herausrücken und neue an ihrer Stelle hervortreten. Der jeweilige Zustand der Retina gibt uns demnach das Bild einer komplizierten Übereinanderlagerung einer großen Anzahl unabhängig voneinander induzierter Zapfen, woraus, namentlich unter Berücksichtigung der unaufhörlichen tangentialen Verschiebung der Zellen innerhalb der Netzhaut natürlich eine völlige Regellosigkeit in der Verteilung der Zapfen resultieren muß. Es ergibt sich aber gleichzeitig aus dem herangezogenen Erklärungsprinzip, daß bei einem Entwicklungstypus, wie uns die Säugerretina einen bietet, ein regelmäßiges Mosaik entstehen muß, was, wie bekannt, auch im vollen Maße zutrifft.

Wir sehen demnach, daß es auf dem Boden unserer Annahme gelingt, die beiden so heterogenen Entwicklungstypen aus einem einheitlichen Prinzip zu erklären.

Vorbemerkungen zu nachstehender Arbeit Dr. W. Rawin's.

Von

A. Gurwitsch.

(Eingegangen am 25. Juni 1923.)

Die Fülle der Probleme, die dem von mir erbrachten Nachweis der *Ausstrahlung einer spezifischen mitotischen Energie* entspringen, verlangt natürlich eine streng systematische Weiterbehandlung. Die zur Zeit recht ungünstigen Arbeitsverhältnisse bringen es aber mit sich, daß meine Mitarbeiter und ich dasjenige herausgreifen müssen, was in unserem Möglichkeitsbereiche liegt, um die Sache so oder anders fördern zu können. Es möge dieses zur Entschuldigung des fragmentarischen Charakters sowohl der Arbeit des Herrn Dr. Rawin, als auch der weiteren Beiträge aus meinem Laboratorium, die gegenwärtig im Gange sind, dienen.

Technische Schwierigkeiten ergeben sich übrigens auch schon bei relativ einfachen Problemen, was im Beitrage des Herrn Dr. Rawin, im Kapitel über Induktion durch Glas, ersichtlich ist. Es scheint uns aber immerhin, daß der Nachweis einer Induktion auf 4 cm Entfernung, und der, wenn auch partiellen Durchlässigkeit von Glas fast unbegrenzte Möglichkeiten zum weiteren Eindringen in das Grundproblem eröffnet.

Weitere Beiträge zur Kenntnis der mitotischen Ausstrahlung und Induktion.

Von

Dr. W. Rawin.

(Aus dem histologischen Institute der Universität Simferopol [Krim].
Prof. Dr. A. Gurwitsch.)

Mit 2 Textabbildungen und 10 Diagrammen.

(Eingegangen am 25. Juni 1923.)

Kapitel 1. Über die Wirkungsweite der Ausstrahlung.

Das weitere Eindringen in die Eigenschaften der von Prof. A. Gurwitsch nachgewiesenen Ausstrahlung¹⁾ setzt vor allem die Möglichkeit der Arbeit mit größeren Abständen als ursprünglich, voraus, da sich bei Entfernung von 1,5–2 mm nur schwer ein weiterer experimenteller Eingriff denken läßt. Es wurde daher vor allem dazu ge-

¹⁾ Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 100.

schritten, den Wirkungsbereich innerhalb praktisch wichtiger Grenzen zu prüfen. Zur Beantwortung dieser Frage benutzten wir dieselbe Versuchsanordnung, die schon von Prof. A. Gurwitsch beschrieben worden ist. Nur mußte hier eine technische Schwierigkeit überwunden werden, diejenige, dem Strahlenbündel der induzierenden Wurzel die nötige Orientierung gegen die Medianebene der induzierten Wurzel zu geben. Es diente dazu ein langes, streng geradeliniges Glasröhrchen, in dessen distales Ende die induzierende Wurzel eingeführt wurde; und zwar geschah dies soweit, daß die Wurzelspitze in das konisch zulaufende Lumen leicht eingeklemmt wurde. Indem man die mediane Zone der induzierten Wurzel fast bis zur Berührung mit der Röhrchenspitze nähert, wird zugleich die nötige Zentrierung erreicht. Die Strecke *ab* (Abb. 1) des Abstandes beider Wurzeln betrug in einem Falle 3,4, im zweiten 3,8 cm. Die Induktion dauerte 3—4 Stunden. Zwei Experimente wurden zur Beantwortung dieser Frage ausgeführt und beide ergaben positive



Abb. 1.

Resultate, die der theoretischen Erwartung eines schmalen, quasi-parallelen Zentralbündels entsprachen¹⁾ — in den medianen Schnitten der induzierten Wurzel war eine bedeutende Differenz der Mitosenzahl zwischen beiden Hälften zugunsten der induzierten nachzuweisen.

Versuch 1 (von Prof. A. Gurwitsch ausgeführt). Eine Wurzelspitze von *Allium Cepa* wurde durch eine andere solche Wurzel auf Entfernung von 3,8 cm induziert. Die Ergebnisse sind in der Tabelle A wiedergegeben.

Tabelle A²⁾ (Kurve a).

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| 55 | 44 | 36 | 46 | 55 | 55 | 50 | 64 | 67 ²⁾ | 60 | 39 | 37 | 46 | 47 | 44 | 47 | 55 |
| 50' | 44' | 32' | 47' | 56' | 50' | 56' | 45' | 45' | 42' | 38' | 39' | 48' | 42' | 50' | 46' | 56' |



Kurve a.

Die Differenz der Mitosenzahlen in der induzierten und abgewendeten Hälfte beträgt 19—22 Mitosen (42—49%).

¹⁾ Die Schnitte wurden parallel derjenigen Ebene gelegt, welche durch die Achse der induzierten Wurzel und die Induktionsrichtung bestimmt ist. Die Ebene des mittleren dieser Schnitte nenne ich die Medianebene. Durch die Mittellinie jedes Schnittes wird die Induktionsseite und die abgewendete (nicht-induzierte) Seite geschieden.

In den »Tabellen« sind die gefundenen Zahlen der Mitosen verzeichnet und in bezug auf die Mittellinie geordnet. In den »Kurven« dagegen ist nur die »Differenz« beider Zahlen verwendet.

²⁾ In diesem und in folgenden Fällen stellt die obere Zeile die Zahl der Mitosen in der induzierten, die untere in der abgewendeten Seite dar.

Versuch 2. (Vergl. nächstes Kapitel). Eine Zwiebelwurzel wurde durch eine Helianthuswurzel induziert. Die Differenz der Mitosenzahlen beträgt 22–30, was 37–60% ausmacht. Die Resultate sind in der Tabelle B nachzusehen.

Tabelle B¹⁾ (Kurve b).

$\begin{array}{cccccc} 42 & 48 & 41 & 63 & 57 & \boxed{67 \ 70} & 62 & 43 & 67 & 67 & 81 & 76 & 55 & 54 & 48 \\ 46 & 48 & 42 & 68 & \overline{54} & \boxed{47 \ 57} & 60 & 47 & 63 & \overline{61} & 76 & 73 & 60 & 54 & 46 \end{array}$
 $\begin{array}{cccccc} \boxed{70 \ 79} & \boxed{81} & \boxed{87} & \boxed{99} & 76 & 60 & 66 & 63 & 100 & 65 & 59 & 56 & 61 & 49 \\ 60 & 49 & 59 & 63 & 76 & 76 & 64 & 74 & 60 & 97 & 61 & 64 & 54 & 64 & 50 \end{array}$
 $\begin{array}{cccc} 72 & 54 & 71 & 69^2 \\ 68 & 52 & 67 & 69 \end{array}$

Da die Wurzeln sich im Wasser befanden, erlauben die Ergebnisse dieser zwei Experimente auf die Durchlässigkeit des Wassers für das Strahlenbündel auf größere Entfernung zu schließen. Die Induktionskraft wird dadurch nicht merklich vermindert.



Kapitel 2. Heteroinduktion.

Die zweite Frage, die wir zu beantworten versuchten, ist die der Heteroinduktion. Ist das Strahlenbündel streng spezifisch, d. h. können in einer Zwiebelwurzel Mitosen nur durch die Wurzeln derselben Pflanze induziert werden, oder ist es vielleicht möglich, in der Zwiebelwurzel Mitosen durch Wurzeln anderer Pflanzen hervorzurufen? Wir prüften die Induktionswirkung von *Helianthus*wurzeln auf Zwiebelwurzeln. Die angestellten Versuche, 5 an der Zahl, gaben alle positive Resultate — 4 aufeinanderfolgende zentrale Schnitte zeigten in der induzierten Wurzelseite ein bedeutendes Übergewicht der Mitosenzahlen im Vergleich zur abgewendeten Seite. Die Ergebnisse der Zählungen sind aus den Tabellen C, D und E und den entsprechenden Kurven zu ersehen.

Versuch 3. **Tabelle C (Kurve c).**

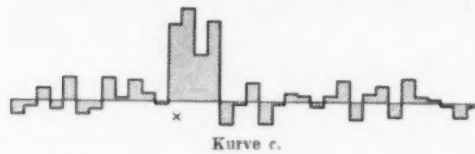
| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|------|------|------|------|-----|------|-----|-----|-----|-----|------|-----|-----|------|-----|-----|-----|
| 95 | 64 | 96 | 76 | 80 | 106 | 91 | 84 | 95 | 102 | 82 | 79 | 99* | 148 | 100 | 94 | |
| 100' | 66' | 91' | 79' | 71' | 111' | 94' | 85' | 94' | 94' | 78' | 80' | 69' | 112' | 82' | 63' | |
| 96 | 103 | 116 | 91 | 97 | 107 | 90 | 96 | 84 | 72 | 95 | 86 | 72 | 80 | 89 | 101 | 79 |
| 105' | 104' | 109' | 100' | 96' | 104' | 92' | 98' | 82' | 65' | 102' | 83' | 66' | 86' | 90' | 99' | 78' |

¹⁾ Die Zahlungen sind einigemal wiederholt worden und die Mittelwerte genommen. So z. B. $\frac{98}{76}, \frac{100}{76}, \frac{98}{77}$ — Mittelwert $\frac{99}{76}$.

In diesem Experimente trat während der Exposition eine bedeutende seitliche Ablenkung der induzierten Wurzel auf, was vielleicht das Auftreten eines kleinen Maximums in zwei seitwärts gelegenen Schnitten verursachte.

²⁾ Der mediane Schnitt ist in allen Tabellen und Kurven durch + bezeichnet.

In den vier zentralen Schnitten haben wir eine Differenz zwischen der induzierten und abgewendeten Seite von 18—36 Mitosen, was 22—50% beträgt. Der



Kurve c.

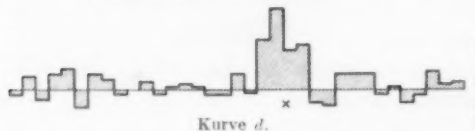
mediane Schnitt der induzierten Wurzel entspricht dem ersten der vier zentralen Schnitte, die ein Übergewicht der Mitosen-

zahl in der induzierten Seite zeigten.

Versuch 4.

Tabelle D (Kurve d).

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|-----|-----------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| 38 | 31 | 19 | 30 | 43 | 28 | 42 | 33 | 31 | 34 | 36 | 35 | 31 | 33 | 34 | 37 | 31 |
| 40' | 26' | 23' | 24' | 37' | 35' | 36' | 29' | 33' | 34' | 33' | 37' | 30' | 31' | 33' | 39' | 33' |
| 43 | 24 | 47 63 56+ 58 | | | | 35 | 37 | 41 | 44 | 45 | 41 | 31 | 29 | 40 | 42 | 40 |
| 37' | 25' | 28' 32' 41' 41' | | | | 40' | 43' | 35' | 38' | 47' | 40' | 36' | 31' | 33' | 40' | 37' |



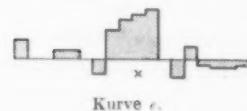
Kurve d.

In diesem Falle ist die Differenz von 15—31 Mitosen, was 36—100% ausmacht.

Versuch 5.

Tabelle E (Kurve e).

| | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| 51 | 39 | 46 | 55 | 39 | 41 | 35 | 52 | 52 | 65+ | 56 | 48 | 37 | 41 | 38 | 35 | 26 | 30 |
| 44' | 39' | 46' | 52' | 36' | 41' | 41' | 41' | 37' | 48' | 37' | 48' | 44' | 36' | 40' | 38' | 29' | 32' |



Kurve e.

Differenzen der Mitosenzahlen treten auch hier in den vier zentralen Schnitten auf 11 bis 19 Mitosen (27—51%). Zu derselben Serie der Experimente gehört auch der in der Tabelle B angeführte Fall.

Die Heteroinduktion (*Helianthus* → *Allium*) ist demnach im gleichen Maße, wie Homoiinduktion (*Zwiebel* → *Zwiebelwurzel*) möglich. Nur ist die Zahl der Schnitte, in denen die Wirkung der Induktion zu bemerken ist, nicht 6, wie es in den Experimenten von Prof. A. Gurwitsch der Fall war, sondern 4, was möglicherweise mit der Konfiguration der *Helianthus*wurzel, bzw. des Strahlenbündels zusammenhängt. Was die Induktionskraft angeht, so steht sie der Homoiinduktion keinesfalls nach — (die größte Differenz in den angeführten Tabellen ist $148 - 112 = 36$ Mitosen in den Experimenten von Prof. A. Gurwitsch (Homoiinduktion) $110 - 74$, was auch gleich 36 ist).

Kapitel 3. Induktion durch Glas.

Das nächste Problem, das wir zu lösen suchten, bezog sich auf die Frage, ob eine Glaslamelle die mitotische Energie durchläßt. Wir stießen nun, infolge unserer mangelhaften Arbeitsbedingungen, auf

bedeutende Schwierigkeiten. Deckgläser scheinen, wie aus folgendem hervorgeht, einen bedeutenden Teil der Energie zu absorbieren. Wir haben es daher mit sehr feinen Splintern (schätzungsweise ca. 50μ Dicke) einer zur Berstung gebrachten Glasblase versucht. Es ergaben sich aber hier manche Schwierigkeiten: 1) die Unmöglichkeit ebene Splitter zu erhalten, brachte eine gewisse Unsicherheit der Zentrierung mit sich, da natürlich jede Abweichung von der Normalen eine Spiegelung und Ablenkung der mitotischen Strahlung zur Folge haben muß, 2) wir waren außerdem nicht imstande, die ungemein feinen Glaslamellen gehörig zu reinigen — kleine Partikelchen, die sich auf der Glasfläche niederschlagen, dürften u. U. die Resultate verdunkeln. Diesem Umstande wären vielleicht einige Eigentümlichkeiten unserer Versuchsergebnisse zuzuschreiben. Steht daher noch gewissermaßen die quantitative Beantwortung der aufgeworfenen Frage aus, so scheinen immerhin die bisherigen Ergebnisse der Durchlässigkeit des Glases für die mitotische Strahlung außer Frage zu sein.

Die Versuchsordnung war dieselbe, wie in den vorigen Experimenten mit kleiner Entfernung (3 bis 4 mm), nur wurde zwischen die Wurzeln eine Glaslamelle hineingeschoben (Abb. 2). Die gegenseitige Lage der Wurzeln wurde mehrere Male während des Versuches kontrolliert: ob beide Wurzeln in derselben Fläche verbleiben, ob die induzierende Wurzel gegen die Medianebene und Mitosenzone der anderen Wurzel gerichtet bleibt und endlich, ob nicht die erstere sich gegen die Glaslamelle stemmt. Zwei bis drei Male wurde zu diesem Zwecke das Wasser für kurze Zeit mittels einer Pipette abgesogen. Die Dauer des Experimentes war 3–4 Stunden. Es wurden sechs Versuche ausgeführt — zwei fielen negativ, drei positiv aus und in einem Falle bekamen wir ganz merkwürdigerweise ein Übergewicht von 24 Mitosen $(59-35) = 73\%$ —, und nur in einem der medianen Schnitte, mithin der Erwartung gemäß, während in den übrigen Schnitten kleine Schwankungen von 0–7 Mitosen zugunsten bald der einen bald der anderen Hälfte sich zeigten. Weder bei Induktionsversuchen ohne Glas noch an normalen Wurzeln sahen wir je etwas ähnliches, obwohl mehrere Dutzend Wurzeln in unserem Laboratorium in Serien zerlegt und ihre Mitosen abgezählt wurden. In einem der negativen Versuche waren die Bedingungen ungünstig — die induzierte Wurzel lenkte sich einige Male seitwärts ab, die induzierende krümmte sich (bald, am Anfange des Versuches) geotropisch. Es war daher schwierig in diesem Falle die nötige Orientierung durch die konkave Glaslamelle zu erlangen.

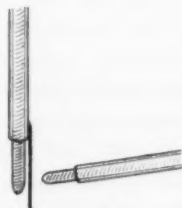


Abb. 2.

wert nicht überschritten?). Ein diesbezügliches ausführliches Protokoll sei als Beleg für die Eindeutigkeit der negativen Ergebnisse, bzw. für die hohe ursprüngliche Symmetrie unbeeinflusster Wurzeln angeführt.

Tabelle K (Kurve k).

| | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|----|----|----|----|----|-----|----|----|----|----|----|----|----|-----|----|----|----|----|
| 25 | 32 | 32 | 59 | 53 | 54 | 57 | 53 | 61 | 59 | 57 | 65 | 70 | 57 | 46 | 67 | 58 | 68 |
| 28 | 34 | 30 | 58 | 56 | 57 | 59 | 57 | 57 | 58 | 59 | 64 | 69 | 53 | 41 | 71 | 62 | 69 |
| 61 | 61 | 57 | 56 | 59 | 114 | 76 | 63 | 67 | 96 | 87 | 96 | 77 | 92 | 84 | 85 | 55 | |
| 56 | 56 | 57 | 56 | 59 | 109 | 72 | 67 | 68 | 91 | 87 | 91 | 79 | 100 | 81 | 79 | 52 | |
| 84 | 75 | 84 | 59 | 84 | 62 | 76 | 70 | 62 | 72 | 88 | 72 | 62 | 79 | 68 | 70 | 60 | 40 |
| 86 | 75 | 81 | 55 | 84 | 63 | 82 | 73 | 70 | 66 | 89 | 79 | 65 | 78 | 70 | 76 | 61 | 41 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | 43 | 37 | 48 | 55 | 38 | 39 | 27 | 37 | 35 | 34 | 35 | 38 | 34 | 36 | 34 |
| | | | 43 | 36 | 50 | 51 | 35 | 36 | 31 | 34 | 35 | 37 | 33 | 35 | 35 | 34 | 30 |



Kurve k.

Wir sehen, daß in der ganzen Serie nur in zwei Fällen die Asymmetrie in der Mitosenverteilung die Zahl 8 erreichte, wobei die betreffenden Schnitte nicht benachbart sind. Diese Tabelle und Kurve sind mit den vorigen zu vergleichen.

2. Versuche mit nicht intakten *Helianthuskeimlingen*. Versuch 12. Eine Zwiebelwurzel durch eine *Helianthus*wurzel derer Kotyledonen vor dem Versuche entfernt wurden, während 3 Stunden auf Entfernung von 2 mm induziert. Die Ergebnisse der Zählungen sind in der folgenden Tabelle und entsprechenden Kurve angegeben.

Tabelle J (Kurve i).

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----------------|----|----|----|----|----|
| 39 | 48 | 59 | 56 | 62 | 47 | 75 | 66 | 54 | 54 | 51 | 71 ⁺ | 66 | 75 | 56 | 54 | 51 |
| 44 | 51 | 54 | 62 | 64 | 46 | 73 | 73 | 60 | 51 | 52 | 46 | 42 | 64 | 59 | 59 | 53 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | 66 | 58 | 53 | 57 | 62 | 44 | 60 | 47 | 49 | 35 | | | | |
| | | | 70 | 55 | 57 | 54 | 62 | 48 | 56 | 46 | 49 | 42 | | | | |



Kurve i.

Das Übergewicht ist hier nur in drei Schnitten zu bemerken — von 11 bis 25 Mitosen (16—58%); diese Schnitte sind der medianste und zwei anliegende (vgl. Kurve i). Ein

zweiter derartiger Versuch fiel negativ aus, was sich aber durch ungünstige Versuchsbedingungen erklären läßt: die Zimmertemperatur war niedrig, beide Wurzeln wiesen keinen Zuwuchs auf, obwohl der Versuch 4 Stunden dauerte. Es müssen hierüber noch weitere Experimente angestellt werden.

3. *Versuche mit abgetragener Spitze der induzierenden Wurzel.* Sie fielen sämtlich negativ aus. In einem Falle wurde die Spitze unmittelbar vor dem Versuche entfernt, in den übrigen 24 Stunden vorher. Die *Helianthus*wurzeln sind bekanntermaßen regenerationsfähig (*Némec*). Die untersuchte *Helianthus*wurzel, 24 Stunden nach Abtragung der Spitze (ungefähr 0,5 mm, die kleinere Hälfte der Mitosenzone), zeigte Degenerationserscheinungen in den Zellen der Wundfläche, die übrigen Zellen der Mitosenzone anscheinend normal, wir sahen aber in ihnen keine Mitosen. Obwohl das Ergebnis in sämtlichen drei Versuchen eindeutig negativ ausfiel, halten wir es für verfrüht, aus denselben irgendwelche theoretischen Folgerungen zu ziehen.

Simferopol, den 8. Juni 1923.

Statistische Untersuchungen über Korrelation und Symmetrie bei Echinoideenpluteis.

Von

E. J. Gumbel und Walter Landauer.

Mit 11 Textabbildungen.

(Eingegangen am 1. Juli 1923.)

Inhaltsübersicht.

| | Seite |
|--|-------|
| I. Die Versuchstiere | 62 |
| II. Methodik und Genauigkeit | 65 |
| III. Die Anzahl der Querverbindungen an den Analarmstützen | 75 |
| IV. Die Längenmaße der einzelnen Skeletteile | 78 |
| V. Zusammenfassung | 89 |

I. Die Versuchstiere.

Die Einzelmerkmale des Pluteusskeletts der Echinoideen sind schon häufig zur Beurteilung der Vererbungsrichtung von Bastarden verwendet worden. Dabei wurde stets das Hauptaugenmerk auf das Aussehen des Bastardskeletts im Vergleich zu den Skelettformen der beiden elterlichen Pluteusarten gerichtet. Bei unseren nachfolgenden Untersuchungen handelt es sich dagegen nicht um die Betrachtung der morphologischen Merkmale an sich, sondern um den Zusammenhang der Skeletteile untereinander. Wir haben uns zur Aufgabe gestellt Plutei der Gattungsbastarde *Sphaerechinus granularis* ♀ × *Strongylocentrotus* (*Paracentrotus*) *lividus* ♂ und solche Bastarde mit Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite hinsichtlich des Zusammenhangs einzelner Skeletteile und der Symmetrieverhältnisse des Gesamtskeletts mit reinen Pluteis von *Sphaerechinus* und *Strongylocentrotus* zu vergleichen.

Das bilateral symmetrische Skelett der Echinoideenplutei besteht aus einer Reihe von Kalkstäben, deren Häufigkeit und Aussehen bei verschiedenen Gattungen stark differieren. Wir haben zunächst also eine kurze Charakteristik der Plutei von *Strongylocentrotus*, *Sphaerechinus* und den Bastarden zu geben.

1. *Strongylocentrotus lividus*.

Das Skelett der *Strongylocentrotus*plutei (Abb. 1) besteht aus den Analarmstützen, die von je einem Kalkstab gebildet werden, den oralen Armstützen, den analen Scheitelbalken und den analen Querstäben. Das Längenverhältnis der analen Scheitelbalken zu den Analarmstützen beträgt etwa 1 : 1.

2. *Sphaerechinus granularis*.

Das Skelett der *Sphaerechinus*-Plutei (Abb. 2) hat Analarmstützen, die aus 3 durch 17—22 Querbrücken miteinander verbundenen Längs-

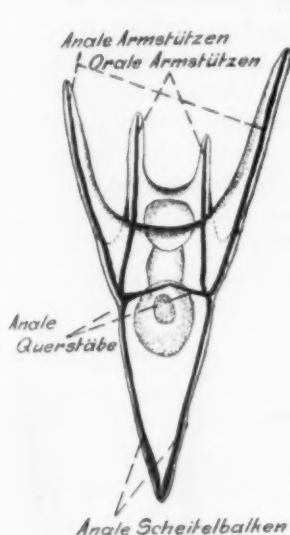


Abb. 1.

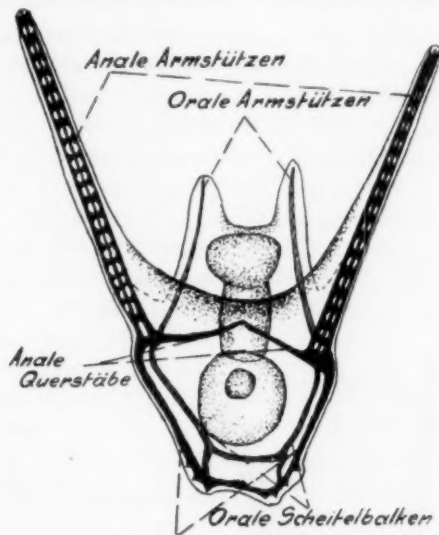


Abb. 2.

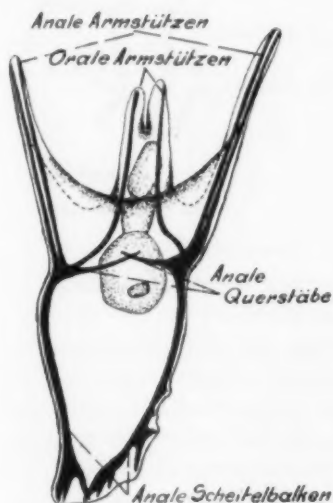


Abb. 3.

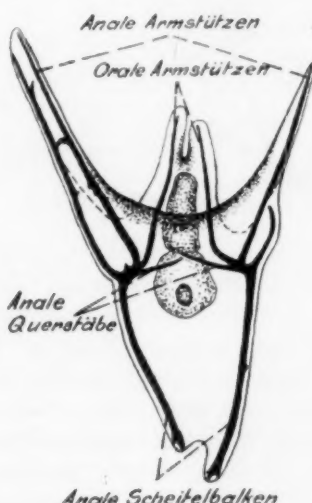


Abb. 4.

stäben bestehen, Oralarmstützen, anale Scheitelbalken, anale Querstäbe und außerdem noch orale Scheitelbalken, die den *Strongylocen-*

trotus-Pluteis fehlen. Das Verhältnis der analen Scheitelbalken zu den Analarmstützen beträgt hier etwa 1 : 2,5.

3. Die normalen Bastardlarven *Sph.* ♀ × *Str.* ♂.

Die Analarmstützen haben meist 2 Wurzeln, in der Regel gar keine oder nur sehr wenige Querverbindungen; meist besitzen die Analarme zwei (manchmal auch mehr) parallel laufende, unverbundene Skelettstäbe. Orale Scheitelbalken treten nur sehr selten auf. Im übrigen besitzen die Bastardlarven (Abb. 3 u. 4) die gleichen Skeletteile wie die elterlichen Plutei und nehmen in den meisten Merkmalen eine ausgesprochene Mittelstellung zwischen diesen ein. Das Verhältnis der analen Scheitelbalken zu den Analarmstützen ist meist 1 : 1 oder etwas größer als diese Proportion — nie aber 1 : 2,5; kommt also dem der väterlichen Plutei sehr nahe.

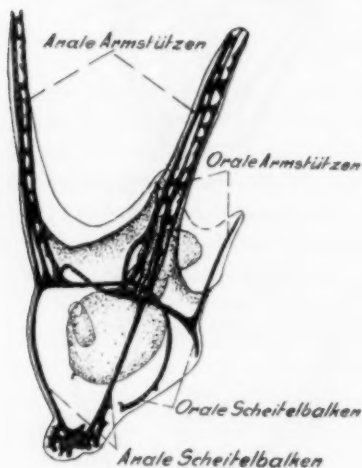


Abb. 5.

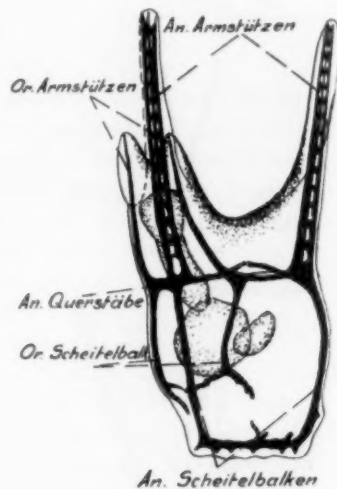


Abb. 6.

4. Die Bastardlarven mit Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite.

Bei den hierher gehörigen Pluteis (die im folgenden kurz als NH_3 -Bastarde oder Ammoniaktiere bezeichnet werden) handelt es sich um Tiere aus dem früher (Landauer 22) beschriebenen Versuch III, Kultur c; Eier von *Sphaerechinus* waren am 29. III. 13, 9^h 30 p. m. für $\frac{3}{4}$ Stunden in ein Gemisch von 400 ccm Seewasser + 8 ccm $\frac{1}{10} n NH_3$ gekommen und wurden dann am 30. III. 13, 10^h 30 a. m. mit Sperma von *Strongylocentrotus* besamt. Unter dem Einfluß der entwicklungsregenden Wirkung des Ammoniakts haben die Eier durch einen Monaster ihre Kernmenge ohne Zellteilung verdoppelt. Dem Verhältnis

der doppelten Eikernmenge zur einfachen Spermakernmenge entspricht die starke Annäherung des Aussehens dieser Bastardlarven an den mütterlichen Habitus (*Herbst, Hinderer, Landauer*). Die Analarmstützen besitzen meist 3 Stäbe, die durch Querbrücken in der gleichen Art miteinander verbunden sind wie bei *Sphaerechinus* (dreikantig). Bei sehr vielen Tieren finden sich jetzt auch die oralen Scheitelbalken der mütterlichen Larven. Das Verhältnis der analen Scheitelbalken zu den Analarmstützen gleicht am stärksten von allen Merkmalen dem der väterlichen Larven. Die Abb. 5 und 6 zeigen zwei charakteristische Formen dieser Tiere.

II. Methodik und Genauigkeit.

Auf die Frage der Berechtigung der Verwendung des Kalkskeletts zur Charakterisierung der Larven können wir hier nicht eingehen und verweisen auf die Ausführungen von *Köhler* (15/16) und *Landauer* (22). Wir wollen lediglich das Ergebnis anführen, zu dem *Köhler* dabei kommt: »Falls die Merkmale der jungen Larven überhaupt in irgendwie regelmäßiger Weise auftreten, so müssen ihrer Vererbung bestimmte, ursächliche Verhältnisse zugrunde liegen, deren Untersuchung genau so bedeutungsvoll ist wie die von älteren Larven oder von Imagines.«

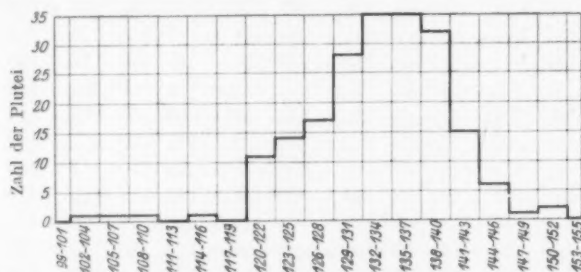


Abb. 7. Variationskurve der Längenmaße der linken Analarmstützen von *Sphaerechinus*.

Mit Hilfe des Kreuztisches wurden der Reihe nach je 200 Tiere gemessen; so konnte jede unbewußte Auswahl verhindert werden. Weggelassen wurden lediglich die — übrigens sehr wenigen — Tiere, die so starke Defekte zeigten, daß eine Messung unmöglich oder sinnlos war. Abgesehen von der Behandlung der einen waren natürlich alle Plutei in genau gleicher Weise aufgezogen und behandelt worden. Bei der Messung der Analarmstützen wurde, soweit mehrere Kalkstäbe vorhanden waren, stets der längste gemessen. Alle Längenangaben bezeichnen Mikrometerteilstriche; einem Teilstrich entspricht die Länge von 0,0011 mm (*Zeiss* Apochromat 20, Okularschraubenmikrometer von *Leitz*). Daß die Zahl von 200 Messungen als ausreichend betrachtet werden darf, ergibt sich daraus, daß die

Strongylocentrotus lividus.

| Nr. | Länge der Anal- armstützen | Länge der analen Scheitel- balken | Nr. | Länge der Anal- armstützen | Länge der analen Scheitel- balken | Nr. | Länge der Anal- armstützen | Länge der analen Scheitel- balken |
|-----|----------------------------------|--|-----|----------------------------------|--|-----|----------------------------------|--|
| 1 | 123 u. 117 | 117 u. 123 | 44 | 120 u. 123 | 118 u. 115 | 87 | 100 u. 105 | 116 u. 110 |
| 2 | 125 „ 116 | 128 „ 128 | 45 | 100 „ 100 | 104 „ 106 | 88 | 128 „ 128 | 130 „ 130 |
| 3 | 115 „ 113 | 115 „ 113 | 46 | 117 „ 117 | 118 „ 118 | 89 | 116 „ 123 | 117 „ 123 |
| 4 | 104 „ 114 | 124 „ 125 | 47 | 120 „ 127 | 132 „ 127 | 90 | 123 „ 127 | 108 „ 109 |
| 5 | 111 „ 100 | 104 „ 110 | 48 | 112 „ 110 | 117 „ 117 | 91 | 115 „ 120 | 130 „ 130 |
| 6 | 110 „ 128 | 130 „ 123 | 49 | 128 „ 123 | 120 „ 120 | 92 | 130 „ 127 | 130 „ 130 |
| 7 | 117 „ 115 | 126 „ 124 | 50 | 120 „ 140 | 125 „ 123 | 93 | 136 „ 127 | 130 „ 132 |
| 8 | 110 „ 113 | 110 „ 113 | 51 | 124 „ 125 | 123 „ 122 | 94 | 120 „ 117 | 116 „ 116 |
| 9 | 114 „ 114 | 122 „ 120 | 52 | 119 „ 130 | 122 „ 122 | 95 | 110 „ 116 | 114 „ 114 |
| 10 | 120 „ 120 | 124 „ 126 | 53 | 111 „ 100 | 117 „ 114 | 96 | 111 „ 111 | 120 „ 120 |
| 11 | 122 „ 106 | 128 „ 128 | 54 | 126 „ 126 | 126 „ 126 | 97 | 130 „ 130 | 106 „ 110 |
| 12 | 132 „ 110 | 117 „ 117 | 55 | 110 „ 110 | 120 „ 116 | 98 | 110 „ 110 | 130 „ 130 |
| 13 | 110 „ 112 | 128 „ 130 | 56 | 100 „ 97 | 120 „ 120 | 99 | 98 „ 106 | 104 „ 100 |
| 14 | 120 „ 120 | 124 „ 125 | 57 | 121 „ 123 | 125 „ 120 | 100 | 122 „ 126 | 132 „ 130 |
| 15 | 117 „ 96 | 110 „ 113 | 58 | 115 „ 114 | 120 „ 120 | 101 | 114 „ 116 | 129 „ 125 |
| 16 | 122 „ 134 | 127 „ 125 | 59 | 140 „ 130 | 132 „ 133 | 102 | 108 „ 108 | 123 „ 120 |
| 17 | 122 „ 122 | 123 „ 121 | 60 | 115 „ 115 | 135 „ 138 | 103 | 108 „ 115 | 113 „ 108 |
| 18 | 113 „ 105 | 115 „ 115 | 61 | 103 „ 100 | 118 „ 118 | 104 | 107 „ 100 | 120 „ 120 |
| 19 | 100 „ 114 | 115 „ 115 | 62 | 123 „ 125 | 126 „ 126 | 105 | 107 „ 117 | 122 „ 120 |
| 20 | 124 „ 117 | 115 „ 115 | 63 | 135 „ 133 | 123 „ 127 | 106 | 117 „ 109 | 120 „ 114 |
| 21 | 102 „ 95 | 132 „ 132 | 64 | 127 „ 133 | 130 „ 130 | 107 | 104 „ 104 | 113 „ 116 |
| 22 | 105 „ 103 | 113 „ 113 | 65 | 121 „ 130 | 130 „ 130 | 108 | 122 „ 120 | 122 „ 122 |
| 23 | 104 „ 110 | 116 „ 116 | 66 | 113 „ 120 | 133 „ 133 | 109 | 137 „ 132 | 132 „ 132 |
| 24 | 123 „ 123 | 123 „ 123 | 67 | 114 „ 120 | 130 „ 130 | 110 | 117 „ 105 | 110 „ 112 |
| 25 | 112 „ 127 | 120 „ 120 | 68 | 123 „ 123 | 135 „ 134 | 111 | 122 „ 118 | 116 „ 114 |
| 26 | 109 „ 116 | 120 „ 118 | 69 | 122 „ 130 | 116 „ 116 | 112 | 109 „ 113 | 115 „ 115 |
| 27 | 105 „ 105 | 115 „ 115 | 70 | 124 „ 120 | 120 „ 122 | 113 | 124 „ 123 | 123 „ 123 |
| 28 | 114 „ 119 | 125 „ 125 | 71 | 113 „ 110 | 117 „ 125 | 114 | 120 „ 110 | 106 „ 105 |
| 29 | 127 „ 106 | 123 „ 120 | 72 | 125 „ 125 | 137 „ 136 | 115 | 115 „ 115 | 110 „ 116 |
| 30 | 112 „ 116 | 120 „ 120 | 73 | 114 „ 118 | 128 „ 128 | 116 | 108 „ 108 | 122 „ 122 |
| 31 | 98 „ 98 | 108 „ 112 | 74 | 115 „ 119 | 106 „ 110 | 117 | 110 „ 105 | 125 „ 125 |
| 32 | 120 „ 120 | 128 „ 129 | 75 | 113 „ 120 | 128 „ 128 | 118 | 104 „ 101 | 123 „ 124 |
| 33 | 112 „ 105 | 124 „ 124 | 76 | 104 „ 93 | 114 „ 112 | 119 | 118 „ 126 | 136 „ 136 |
| 34 | 105 „ 114 | 122 „ 125 | 77 | 115 „ 133 | 123 „ 122 | 120 | 118 „ 119 | 117 „ 108 |
| 35 | 116 „ 123 | 127 „ 127 | 78 | 104 „ 104 | 123 „ 124 | 121 | 110 „ 109 | 114 „ 116 |
| 36 | 116 „ 112 | 125 „ 128 | 79 | 134 „ 134 | 123 „ 123 | 122 | 127 „ 120 | 126 „ 130 |
| 37 | 124 „ 117 | 132 „ 132 | 80 | 120 „ 116 | 123 „ 123 | 123 | 118 „ 118 | 130 „ 133 |
| 38 | 115 „ 118 | 128 „ 118 | 81 | 113 „ 116 | 115 „ 118 | 124 | 72 „ 87 | 120 „ 120 |
| 39 | 106 „ 104 | 115 „ 115 | 82 | 116 „ 130 | 120 „ 122 | 125 | 83 „ 68 | 120 „ 117 |
| 40 | 124 „ 113 | 118 „ 116 | 83 | 104 „ 104 | 113 „ 118 | 126 | 97 „ 110 | 128 „ 132 |
| 41 | 113 „ 123 | 113 „ 115 | 84 | 116 „ 116 | 110 „ 110 | 127 | 107 „ 99 | 130 „ 130 |
| 42 | 118 „ 118 | 118 „ 118 | 85 | 100 „ 113 | 116 „ 118 | 128 | 110 „ 114 | 133 „ 133 |
| 43 | 100 „ 102 | 117 „ 118 | 86 | 117 „ 117 | 115 „ 115 | 129 | 100 „ 100 | 136 „ 136 |

| Nr. | Länge der Anal-armstützen | Länge der analen Scheitelbalken | Nr. | Länge der Anal-armstützen | Länge der analen Scheitelbalken | Nr. | Länge der Anal-armstützen | Länge der analen Scheitelbalken |
|-----|---------------------------|---------------------------------|-----|---------------------------|---------------------------------|-----|---------------------------|---------------------------------|
| 130 | 110 u. 113 | 133 u. 133 | 154 | 108 u. 108 | 118 u. 118 | 178 | 130 u. 140 | 120 u. 120 |
| 131 | 100 » 100 | 137 » 137 | 155 | 119 » 118 | 110 » 108 | 179 | 110 » 114 | 114 » 114 |
| 132 | 96 » 100 | 130 » 130 | 156 | 127 » 120 | 126 » 123 | 180 | 116 » 126 | 120 » 120 |
| 133 | 108 » 117 | 126 » 127 | 157 | 100 » 111 | 120 » 120 | 181 | 106 » 108 | 106 » 108 |
| 134 | 110 » 111 | 127 » 127 | 158 | 127 » 122 | 122 » 122 | 182 | 103 » 103 | 114 » 114 |
| 135 | 100 » 107 | 126 » 123 | 159 | 103 » 110 | 110 » 112 | 183 | 120 » 116 | 138 » 138 |
| 136 | 106 » 106 | 130 » 130 | 160 | 123 » 136 | 128 » 128 | 184 | 115 » 127 | 115 » 120 |
| 137 | 104 » 110 | 134 » 130 | 161 | 130 » 130 | 130 » 130 | 185 | 123 » 126 | 124 » 124 |
| 138 | 100 » 110 | 126 » 125 | 162 | 115 » 119 | 112 » 110 | 186 | 123 » 132 | 125 » 122 |
| 139 | 110 » 112 | 126 » 124 | 163 | 113 » 111 | 123 » 123 | 187 | 117 » 115 | 120 » 120 |
| 140 | 104 » 107 | 142 » 142 | 164 | 128 » 120 | 112 » 112 | 188 | 120 » 120 | 120 » 120 |
| 141 | 114 » 114 | 114 » 117 | 165 | 107 » 115 | 120 » 120 | 189 | 114 » 112 | 120 » 120 |
| 142 | 104 » 110 | 120 » 121 | 166 | 114 » 126 | 130 » 130 | 190 | 117 » 117 | 120 » 120 |
| 143 | 120 » 105 | 124 » 125 | 167 | 120 » 120 | 114 » 110 | 191 | 113 » 111 | 120 » 120 |
| 144 | 112 » 115 | 115 » 115 | 168 | 114 » 123 | 116 » 116 | 192 | 116 » 116 | 120 » 120 |
| 145 | 113 » 113 | 128 » 127 | 169 | 110 » 128 | 120 » 120 | 193 | 114 » 110 | 122 » 122 |
| 146 | 104 » 104 | 130 » 130 | 170 | 110 » 106 | 124 » 124 | 194 | 134 » 120 | 125 » 125 |
| 147 | 114 » 116 | 93 » 104 | 171 | 127 » 128 | 120 » 120 | 195 | 116 » 126 | 120 » 120 |
| 148 | 110 » 107 | 140 » 140 | 172 | 118 » 126 | 130 » 130 | 196 | 118 » 110 | 120 » 124 |
| 149 | 108 » 100 | 130 » 126 | 173 | 129 » 125 | 124 » 122 | 197 | 120 » 126 | 110 » 115 |
| 150 | 116 » 132 | 120 » 120 | 174 | 112 » 107 | 124 » 124 | 198 | 117 » 117 | 132 » 132 |
| 151 | 104 » 108 | 125 » 124 | 175 | 97 » 101 | 132 » 132 | 199 | 117 » 114 | 114 » 115 |
| 152 | 134 » 134 | 123 » 125 | 176 | 107 » 116 | 120 » 120 | 200 | 113 » 111 | 120 » 120 |
| 153 | 120 » 114 | 123 » 123 | 177 | 125 » 142 | 120 » 123 | | | |

Sphaerechinus granularis.

| Nr. | Querverbindungen an den Anal-armstützen | Länge der Anal-armstützen | Länge der analen Scheitelbalken | Nr. | Querverbindungen an den Anal-armstützen | Länge der Anal-armstützen | Länge der analen Scheitelbalken |
|-----|---|---------------------------|---------------------------------|-----|---|---------------------------|---------------------------------|
| 1 | 19 u. 19 | 123 u. 123 | 53 u. 53 | 13 | 21 u. 20 | 143 u. 130 | 53 u. 53 |
| 2 | 21 » 21 | 130 » 124 | 55 » 60 | 14 | 21 » 21 | 128 » 123 | 57 » 57 |
| 3 | 22 » 22 | 140 » 140 | 54 » 54 | 15 | 20 » 20 | 124 » 124 | 54 » 60 |
| 4 | 21 » 21 | 133 » 133 | 54 » 55 | 16 | 19 » 19 | 133 » 126 | 52 » 50 |
| 5 | 22 » 22 | 140 » 140 | 50 » 50 | 17 | 20 » 16 | 129 » 118 | 52 » 57 |
| 6 | 20 » 23 | 128 » 135 | 50 » 50 | 18 | 22 » 22 | 135 » 140 | 56 » 58 |
| 7 | 23 » 23 | 143 » 140 | 52 » 56 | 19 | 20 » 20 | 123 » 120 | 60 » 60 |
| 8 | 19 » 17 | 123 » 120 | 52 » 50 | 20 | 16 » 16 | 108 » 108 | 50 » 54 |
| 9 | 21 » 21 | 125 » 126 | 53 » 56 | 21 | 22 » 21 | 146 » 140 | 45 » 45 |
| 10 | 21 » 22 | 135 » 130 | 55 » 60 | 22 | 20 » 18 | 133 » 118 | 54 » 54 |
| 11 | 21 » 21 | 123 » 125 | 50 » 55 | 23 | 18 » 18 | 130 » 116 | 45 » 47 |
| 12 | 20 » 20 | 130 » 130 | 53 » 55 | 24 | 21 » 20 | 140 » 126 | 56 » 58 |

| Nr. | Querverbindungen an den Anal-armstützen | Länge der Anal-armstützen | Länge der analen Scheitelbalken | Nr. | Querverbindungen an den Anal-armstützen | Länge der Anal-armstützen | Länge der analen Scheitelbalken |
|-----|---|---------------------------|---------------------------------|-----|---|---------------------------|---------------------------------|
| 25 | 23 u. 23 | 136 u. 135 | 52 u. 54 | 69 | 20 u. 19 | 125 u. 130 | 53 u. 52 |
| 26 | 20 > 20 | 132 > 127 | 60 > 50 | 70 | 22 > 22 | 137 > 137 | 50 > 50 |
| 27 | 20 > 17 | 123 > 105 | 48 > 48 | 71 | 22 > 23 | 140 > 140 | 54 > 52 |
| 28 | 22 > 21 | 121 > 123 | 57 > 54 | 72 | 23 > 23 | 140 > 140 | 54 > 54 |
| 29 | 23 > 22 | 140 > 138 | 56 > 55 | 73 | 21 > 21 | 140 > 130 | 56 > 50 |
| 30 | 20 > 20 | 120 > 122 | 54 > 56 | 74 | 20 > 19 | 137 > 135 | 51 > 50 |
| 31 | 20 > 19 | 126 > 114 | 53 > 57 | 75 | 21 > 21 | 135 > 120 | 55 > 50 |
| 32 | 20 > 20 | 130 > 131 | 48 > 50 | 76 | 21 > 21 | 137 > 137 | 52 > 50 |
| 33 | 18 > 18 | 134 > 127 | 50 > 57 | 77 | 24 > 24 | 138 > 140 | 54 > 50 |
| 34 | 18 > 18 | 128 > 110 | 53 > 54 | 78 | 21 > 20 | 133 > 121 | 50 > 50 |
| 35 | 20 > 20 | 140 > 140 | 56 > 43 | 79 | 19 > 19 | 130 > 130 | 50 > 50 |
| 36 | 22 > 22 | 136 > 132 | 52 > 52 | 80 | 22 > 22 | 142 > 142 | 54 > 54 |
| 37 | 21 > 19 | 123 > 120 | 53 > 56 | 81 | 22 > 21 | 134 > 123 | 50 > 55 |
| 38 | 19 > 19 | 128 > 115 | 55 > 55 | 82 | 24 > 22 | 140 > 138 | 45 > 53 |
| 39 | 19 > 19 | 133 > 126 | 54 > 54 | 83 | 22 > 22 | 139 > 133 | 50 > 50 |
| 40 | 24 > 21 | 141 > 136 | 56 > 60 | 84 | 20 > 21 | 130 > 126 | 56 > 53 |
| 41 | 20 > 17 | 134 > 120 | 54 > 54 | 85 | 21 > 19 | 137 > 125 | 43 > 43 |
| 42 | 20 > 20 | 128 > 128 | 50 > 54 | 86 | 21 > 22 | 140 > 135 | 52 > 52 |
| 43 | 21 > 21 | 136 > 130 | 50 > 54 | 87 | 21 > 21 | 140 > 143 | 50 > 50 |
| 44 | 22 > 20 | 134 > 131 | 50 > 60 | 88 | 24 > 24 | 143 > 138 | 54 > 54 |
| 45 | 20 > 20 | 134 > 124 | 56 > 56 | 89 | 20 > 22 | 142 > 142 | 48 > 48 |
| 46 | 20 > 17 | 120 > 114 | 54 > 50 | 90 | 23 > 22 | 140 > 136 | 50 > 53 |
| 47 | 18 > 19 | 124 > 129 | 46 > 45 | 91 | 19 > 19 | 140 > 140 | 53 > 55 |
| 48 | 20 > 20 | 137 > 136 | 53 > 50 | 92 | 22 > 22 | 137 > 135 | 50 > 50 |
| 49 | 18 > 17 | 135 > 126 | 50 > 57 | 93 | 21 > 23 | 137 > 134 | 55 > 50 |
| 50 | 23 > 21 | 142 > 142 | 47 > 52 | 94 | 21 > 20 | 132 > 127 | 51 > 48 |
| 51 | 21 > 21 | 136 > 130 | 50 > 48 | 95 | 23 > 23 | 144 > 143 | 52 > 54 |
| 52 | 21 > 20 | 121 > 120 | 54 > 57 | 96 | 23 > 22 | 146 > 142 | 47 > 46 |
| 53 | 22 > 20 | 130 > 120 | 57 > 53 | 97 | 21 > 21 | 133 > 133 | 57 > 56 |
| 54 | 18 > 19 | 130 > 129 | 47 > 53 | 98 | 19 > 20 | 130 > 132 | 50 > 53 |
| 55 | 21 > 20 | 143 > 140 | 55 > 55 | 99 | 20 > 19 | 134 > 136 | 54 > 54 |
| 56 | 22 > 20 | 130 > 124 | 44 > 51 | 100 | 22 > 23 | 136 > 143 | 50 > 53 |
| 57 | 19 > 19 | 130 > 130 | 55 > 53 | 101 | 22 > 21 | 134 > 128 | 50 > 52 |
| 58 | 23 > 21 | 136 > 128 | 48 > 55 | 102 | 20 > 21 | 120 > 129 | 50 > 55 |
| 59 | 20 > 19 | 126 > 124 | 53 > 54 | 103 | 21 > 20 | 138 > 139 | 54 > 54 |
| 60 | 21 > 21 | 132 > 132 | 45 > 45 | 104 | 24 > 22 | 142 > 136 | 50 > 50 |
| 61 | 22 > 21 | 136 > 136 | 50 > 40 | 105 | 21 > 19 | 136 > 129 | 50 > 51 |
| 62 | 22 > 22 | 145 > 140 | 46 > 52 | 106 | 20 > 20 | 122 > 127 | 50 > 42 |
| 63 | 14 > 14 | 102 > 102 | 54 > 57 | 107 | 22 > 22 | 127 > 126 | 50 > 54 |
| 64 | 21 > 20 | 144 > 134 | 46 > 53 | 108 | 23 > 22 | 140 > 136 | 53 > 50 |
| 65 | 19 > 19 | 136 > 140 | 47 > 50 | 109 | 22 > 20 | 134 > 132 | 40 > 50 |
| 66 | 22 > 23 | 139 > 143 | 54 > 55 | 110 | 22 > 22 | 127 > 130 | 47 > 50 |
| 67 | 22 > 23 | 133 > 133 | 51 > 50 | 111 | 25 > 25 | 151 > 150 | 50 > 51 |
| 68 | 20 > 20 | 127 > 130 | 50 > 51 | 112 | 23 > 23 | 143 > 143 | 53 > 51 |

| Nr. | Querverbin- dungen an den Anal- armstützen | Länge der Anal- armstützen | Länge der anal- Scheitel- balken | Nr. | Querverbin- dungen an den Anal- armstützen | Länge der Anal- armstützen | Länge der anal- Scheitel- balken |
|-----|---|----------------------------------|---|-----|---|----------------------------------|---|
| 113 | 20 u. 20 | 134 u. 129 | 53 u. 50 | 157 | 22 u. 22 | 140 u. 135 | 50 u. 52 |
| 114 | 20 » 21 | 130 » 131 | 50 » 44 | 158 | 22 » 21 | 136 » 124 | 54 » 51 |
| 115 | 21 » 21 | 140 » 135 | 44 » 50 | 159 | 17 » 17 | 120 » 115 | 50 » 51 |
| 116 | 21 » 20 | 140 » 135 | 47 » 50 | 160 | 21 » 21 | 124 » 124 | 55 » 55 |
| 117 | 22 » 21 | 135 » 132 | 54 » 54 | 161 | 20 » 20 | 135 » 129 | 52 » 51 |
| 118 | 21 » 21 | 140 » 136 | 50 » 50 | 162 | 24 » 23 | 140 » 138 | 52 » 52 |
| 119 | 20 » 21 | 130 » 130 | 48 » 50 | 163 | 21 » 22 | 137 » 140 | 50 » 52 |
| 120 | 20 » 19 | 131 » 123 | 55 » 55 | 164 | 23 » 22 | 144 » 138 | 53 » 53 |
| 121 | 19 » 20 | 120 » 120 | 53 » 52 | 165 | 22 » 20 | 143 » 127 | 52 » 53 |
| 122 | 15 » 17 | 106 » 114 | 52 » 54 | 166 | 23 » 22 | 140 » 134 | 52 » 55 |
| 123 | 20 » 20 | 130 » 125 | 50 » 50 | 167 | 22 » 20 | 143 » 132 | 50 » 53 |
| 124 | 19 » 20 | 136 » 135 | 44 » 50 | 168 | 22 » 22 | 134 » 137 | 50 » 52 |
| 125 | 23 » 21 | 140 » 130 | 51 » 50 | 169 | 21 » 21 | 132 » 132 | 50 » 55 |
| 126 | 23 » 22 | 133 » 127 | 54 » 52 | 170 | 20 » 19 | 137 » 134 | 50 » 44 |
| 127 | 21 » 22 | 130 » 130 | 52 » 52 | 171 | 22 » 20 | 137 » 130 | 51 » 52 |
| 128 | 20 » 22 | 133 » 142 | 50 » 50 | 172 | 20 » 20 | 134 » 127 | 50 » 52 |
| 129 | 19 » 19 | 129 » 132 | 52 » 52 | 173 | 20 » 20 | 128 » 135 | 50 » 50 |
| 130 | 22 » 21 | 137 » 135 | 50 » 50 | 174 | 21 » 21 | 142 » 142 | 50 » 54 |
| 131 | 22 » 22 | 143 » 136 | 60 » 53 | 175 | 20 » 20 | 134 » 130 | 54 » 50 |
| 132 | 19 » 18 | 124 » 127 | 50 » 58 | 176 | 19 » 20 | 123 » 123 | 50 » 53 |
| 133 | 20 » 19 | 126 » 120 | 54 » 55 | 177 | 22 » 21 | 140 » 137 | 56 » 50 |
| 134 | 18 » 19 | 116 » 127 | 53 » 50 | 178 | 22 » 22 | 135 » 135 | 56 » 50 |
| 135 | 20 » 21 | 130 » 132 | 54 » 53 | 179 | 23 » 22 | 148 » 144 | 50 » 54 |
| 136 | 21 » 22 | 129 » 130 | 50 » 50 | 180 | 18 » 18 | 120 » 121 | 55 » 53 |
| 137 | 20 » 19 | 136 » 120 | 50 » 50 | 181 | 21 » 22 | 131 » 136 | 52 » 44 |
| 138 | 22 » 24 | 134 » 140 | 50 » 55 | 182 | 22 » 21 | 142 » 135 | 55 » 51 |
| 139 | 19 » 18 | 136 » 127 | 50 » 54 | 183 | 23 » 22 | 150 » 146 | 48 » 53 |
| 140 | 22 » 22 | 140 » 140 | 54 » 53 | 184 | 21 » 20 | 133 » 125 | 55 » 52 |
| 141 | 21 » 21 | 140 » 133 | 55 » 57 | 185 | 20 » 20 | 130 » 120 | 50 » 54 |
| 142 | 20 » 20 | 127 » 128 | 54 » 54 | 186 | 20 » 19 | 136 » 125 | 50 » 50 |
| 143 | 20 » 18 | 133 » 120 | 60 » 56 | 187 | 20 » 19 | 127 » 120 | 50 » 54 |
| 144 | 22 » 22 | 138 » 141 | 52 » 53 | 188 | 22 » 22 | 133 » 133 | 53 » 50 |
| 145 | 21 » 20 | 133 » 129 | 45 » 52 | 189 | 23 » 22 | 140 » 130 | 50 » 54 |
| 146 | 22 » 20 | 135 » 130 | 50 » 45 | 190 | 22 » 20 | 137 » 130 | 50 » 50 |
| 147 | 21 » 17 | 138 » 120 | 58 » 58 | 191 | 22 » 22 | 134 » 133 | 53 » 51 |
| 148 | 21 » 20 | 132 » 130 | 57 » 57 | 192 | 20 » 19 | 128 » 121 | 50 » 53 |
| 149 | 18 » 19 | 124 » 130 | 52 » 50 | 193 | 20 » 20 | 130 » 122 | 53 » 53 |
| 150 | 19 » 19 | 140 » 140 | 55 » 50 | 194 | 21 » 22 | 132 » 135 | 50 » 50 |
| 151 | 22 » 20 | 132 » 122 | 54 » 60 | 195 | 17 » 17 | 121 » 119 | 50 » 46 |
| 152 | 20 » 20 | 130 » 130 | 50 » 50 | 196 | 22 » 20 | 131 » 125 | 50 » 53 |
| 153 | 22 » 21 | 126 » 128 | 58 » 53 | 197 | 22 » 21 | 132 » 130 | 47 » 57 |
| 154 | 20 » 20 | 130 » 130 | 52 » 50 | 198 | 22 » 22 | 130 » 132 | 54 » 54 |
| 155 | 22 » 21 | 137 » 123 | 56 » 56 | 199 | 20 » 20 | 130 » 127 | 50 » 50 |
| 156 | 17 » 17 | 121 » 120 | 46 » 50 | 200 | 22 » 22 | 128 » 125 | 50 » 50 |

Sphaerechinus gran. ♀ × *Strongylocentrotus liv.* ♂ (normale Bastarde).

| Nr. | Querverbindungen an den Anal-armstützen | Länge der Anal-armstützen | Länge der analen Scheitelbalken | Nr. | Querverbindungen an den Anal-armstützen | Länge der Anal-armstützen | Länge der analen Scheitelbalken |
|-----|---|---------------------------|---------------------------------|-----|---|---------------------------|---------------------------------|
| 1 | | 40 u. 35 | 68 u. 68 | 44 | | 90 u. 86 | 90 u. 90 |
| 2 | | 50 » 50 | 78 » 78 | 45 | | 49 » 54 | 74 » 70 |
| 3 | | 75 » 96 | 82 » 81 | 46 | | 90 » 89 | 90 » 90 |
| 4 | 3 u. 2 | 104 » 97 | 90 » 95 | 47 | | 87 » 67 | 86 » 73 |
| 5 | | 87 » 83 | 86 » 86 | 48 | | 65 » 33 | 72 » 65 |
| 6 | 2 | 98 » 93 | 80 » 90 | 49 | | 77 » 56 | 65 » 66 |
| 7 | | 90 » 88 | 88 » 88 | 50 | 2 | 100 » 100 | 79 » 80 |
| 8 | 1 | 77 » 75 | 86 » 82 | 51 | 1 | 76 » 84 | 85 » 83 |
| 9 | | 90 » 80 | 97 » 95 | 52 | | 100 » 90 | 93 » 100 |
| 10 | | 53 » 55 | 74 » 76 | 53 | 8 u. 7 | 113 » 96 | 85 » 80 |
| 11 | | 84 » 84 | 70 » 82 | 54 | | 94 » 73 | 83 » 77 |
| 12 | | 53 » 55 | 73 » 74 | 55 | | 34 » 50 | 78 » 67 |
| 13 | | 92 » 87 | 85 » 85 | 56 | | 83 » 105 | 76 » 87 |
| 14 | | 111 » 102 | 64 » 64 | 57 | | 84 » 76 | 76 » 76 |
| 15 | 1 | 92 » 85 | 90 » 90 | 58 | 3 u. 2 | 90 » 95 | 78 » 70 |
| 16 | | 95 » 84 | 93 » 93 | 59 | 5 | 89 » 96 | 89 » 80 |
| 17 | | 40 » 40 | 79 » 90 | 60 | | 67 » 110 | 83 » 84 |
| 18 | | 62 » 56 | 80 » 80 | 61 | | 58 » 60 | 80 » 74 |
| 19 | | 35 » 55 | 86 » 86 | 62 | | 98 » 83 | 80 » 70 |
| 20 | | 36 » 55 | 88 » 86 | 63 | 2 | 104 » 94 | 87 » 90 |
| 21 | | 116 » 76 | 92 » 94 | 64 | | 93 » 89 | 82 » 84 |
| 22 | | 20 » 35 | 80 » 78 | 65 | | 80 » 71 | 77 » 83 |
| 23 | | 80 » 74 | 80 » 80 | 66 | | 77 » 94 | 90 » 87 |
| 24 | 2 | 58 » 72 | 80 » 85 | 67 | | 89 » 84 | 84 » 82 |
| 25 | | 63 » 55 | 82 » 82 | 68 | | 70 » 77 | 92 » 93 |
| 26 | 1 | 90 » 100 | 80 » 90 | 69 | | 64 » 84 | 90 » 90 |
| 27 | | 65 » 70 | 90 » 90 | 70 | 3 | 97 » 96 | 95 » 95 |
| 28 | | 54 » 60 | 74 » 64 | 71 | 4 | 96 » 98 | 100 » 100 |
| 29 | | 90 » 72 | 84 » 84 | 72 | | 103 » 94 | 70 » 79 |
| 30 | | 80 » 60 | 60 » 64 | 73 | 3 | 100 » 61 | 85 » 80 |
| 31 | 1 | 64 » 54 | 77 » 75 | 74 | 2 u. 3 | 100 » 93 | 83 » 81 |
| 32 | | 118 » 118 | 94 » 94 | 75 | | 86 » 50 | 76 » 83 |
| 33 | 1 | 104 » 83 | 80 » 76 | 76 | | 56 » 57 | 70 » 84 |
| 34 | | 41 » 44 | 81 » 80 | 77 | 2 | 120 » 104 | 83 » 80 |
| 35 | | 34 » 40 | 95 » 80 | 78 | | 74 » 84 | 75 » 75 |
| 36 | | 57 » 56 | 70 » 67 | 79 | | 75 » 60 | 85 » 80 |
| 37 | | 85 » 97 | 87 » 80 | 80 | 3 | 100 » 66 | 87 » 88 |
| 38 | 3 | 90 » 90 | 84 » 81 | 81 | | 84 » 89 | 80 » 90 |
| 39 | | 63 » 68 | 69 » 70 | 82 | | 95 » 97 | 90 » 94 |
| 40 | | 45 » 40 | 72 » 80 | 83 | 3 | 96 » 90 | 78 » 80 |
| 41 | | 59 » 59 | 81 » 85 | 84 | | 96 » 103 | 84 » 84 |
| 42 | 1 u. 1 | 92 » 82 | 64 » 74 | 85 | | 83 » 83 | 76 » 83 |
| 43 | 5 | 82 » 104 | 80 » 80 | 86 | | 100 » 90 | 92 » 92 |

| Nr. | Querverbin- dungen an den Anal- armstützen | Länge der Anal- armstützen | Länge der anal- Scheitel- balken | Nr. | Querverbin- dungen an den Anal- armstützen | Länge der Anal- armstützen | Länge der anal- Scheitel- balken |
|-----|---|----------------------------------|---|-----|---|----------------------------------|---|
| 87 | 1 u. 4 | 103 u. 100 | 97 u. 97 | 131 | | 86 u. 97 | 84 u. 87 |
| 88 | | 78 > 62 | 74 > 76 | 132 | | 108 > 83 | 91 > 83 |
| 89 | | 85 > 100 | 95 > 80 | 133 | | 78 > 90 | 67 > 67 |
| 90 | 2 | 110 > 94 | 70 > 74 | 134 | | 85 > 75 | 87 > 81 |
| 91 | | 95 > 93 | 93 > 90 | 135 | | 80 > 75 | 90 > 81 |
| 92 | | 54 > 56 | 70 > 74 | 136 | | 97 > 93 | 96 > 84 |
| 93 | | 90 > 75 | 55 > 73 | 137 | | 92 > 90 | 90 > 86 |
| 94 | | 80 > 73 | 83 > 83 | 138 | | 87 > 85 | 98 > 95 |
| 95 | | 75 > 60 | 80 > 80 | 139 | | 60 > 44 | 80 > 80 |
| 96 | 3 | 82 > 90 | 92 > 90 | 140 | | 98 > 83 | 80 > 76 |
| 97 | | 80 > 77 | 82 > 82 | 141 | | 47 > 52 | 80 > 85 |
| 98 | | 100 > 94 | 97 > 90 | 142 | | 48 > 54 | 65 > 75 |
| 99 | | 50 > 60 | 74 > 74 | 143 | | 100 > 100 | 80 > 80 |
| 100 | 1 | 75 > 73 | 80 > 60 | 144 | | 90 > 67 | 95 > 80 |
| 101 | | 100 > 93 | 64 > 67 | 145 | 3 | 80 > 96 | 73 > 80 |
| 102 | | 67 > 103 | 88 > 88 | 146 | | 75 > 70 | 85 > 85 |
| 103 | | 92 > 103 | 76 > 80 | 147 | 4 | 105 > 75 | 86 > 86 |
| 104 | | 100 > 114 | 78 > 83 | 148 | | 90 > 72 | 83 > 83 |
| 105 | | 85 > 90 | 85 > 96 | 149 | | 65 > 71 | 80 > 73 |
| 106 | 2 | 47 > 80 | 65 > 80 | 150 | 3 | 100 > 70 | 76 > 73 |
| 107 | 3 | 64 > 91 | 72 > 86 | 151 | 5 | 108 > 92 | 86 > 84 |
| 108 | | 83 > 64 | 87 > 84 | 152 | | 30 > 35 | 60 > 46 |
| 109 | | 70 > 63 | 80 > 74 | 153 | | 34 > 40 | 66 > 60 |
| 110 | | 96 > 93 | 70 > 65 | 154 | | 86 > 90 | 80 > 77 |
| 111 | | 100 > 100 | 82 > 80 | 155 | | 68 > 78 | 84 > 88 |
| 112 | | 97 > 90 | 75 > 76 | 156 | | 76 > 85 | 85 > 80 |
| 113 | | 80 > 80 | 88 > 88 | 157 | | 77 > 84 | 83 > 76 |
| 114 | | 70 > 74 | 80 > 80 | 158 | 4 | 88 > 98 | 76 > 92 |
| 115 | | 97 > 84 | 71 > 83 | 159 | 3 | 82 > 67 | 96 > 93 |
| 116 | | 91 > 114 | 94 > 94 | 160 | 4 | 87 > 80 | 94 > 91 |
| 117 | | 103 > 90 | 80 > 75 | 161 | 3 | 103 > 65 | 84 > 80 |
| 118 | | 90 > 80 | 82 > 60 | 162 | | 65 > 65 | 64 > 70 |
| 119 | | 80 > 67 | 80 > 80 | 163 | 3 u. 3 | 87 > 80 | 75 > 80 |
| 120 | | 90 > 103 | 88 > 85 | 164 | | 80 > 80 | 95 > 85 |
| 121 | | 65 > 71 | 75 > 71 | 165 | | 75 > 72 | 84 > 84 |
| 122 | | 96 > 101 | 86 > 85 | 166 | | 53 > 70 | 74 > 74 |
| 123 | 1 | 96 > 112 | 78 > 84 | 167 | | 100 > 100 | 85 > 90 |
| 124 | 1 u. 5 | 100 > 110 | 90 > 90 | 168 | | 68 > 65 | 90 > 90 |
| 125 | | 103 > 90 | 70 > 70 | 169 | 1 | 104 > 100 | 70 > 73 |
| 126 | | 54 > 70 | 86 > 96 | 170 | | 67 > 76 | 90 > 85 |
| 127 | 1 | 114 > 110 | 80 > 73 | 171 | | 86 > 87 | 98 > 98 |
| 128 | | 100 > 80 | 80 > 83 | 172 | | 96 > 107 | 76 > 76 |
| 129 | | 93 > 100 | 85 > 80 | 173 | | 114 > 100 | 90 > 90 |
| 130 | 3 u. 5 | 84 > 105 | 92 > 92 | 174 | | 70 > 65 | 87 > 83 |

| Nr. | Querverbindungen an den Anal-armstützen | Länge der Anal-armstützen | Länge der analen Scheitelbalken | Nr. | Querverbindungen an den Anal-armstützen | Länge der Anal-armstützen | Länge der analen Scheitelbalken |
|-----|---|---------------------------|---------------------------------|-----|---|---------------------------|---------------------------------|
| 175 | 4 | 107 u. 96 | 76 u. 78 | 188 | 1 u. 2 | 114 u. 107 | 77 u. 79 |
| 176 | | 105 > 85 | 74 > 80 | 189 | | 82 > 53 | 80 > 80 |
| 177 | | 60 > 60 | 77 > 72 | 190 | | 70 > 70 | 76 > 78 |
| 178 | | 104 > 92 | 90 > 85 | 191 | | 85 > 109 | 80 > 80 |
| 179 | | 73 > 67 | 81 > 86 | 192 | | 76 > 80 | 90 > 90 |
| 180 | | 31 > 63 | 75 > 85 | 193 | | 66 > 90 | 82 > 82 |
| 181 | | 63 > 57 | 74 > 74 | 194 | | 96 > 93 | 92 > 92 |
| 182 | | 89 > 90 | 85 > 85 | 195 | | 87 > 109 | 80 > 80 |
| 183 | | 77 > 93 | 85 > 80 | 196 | | 100 > 106 | 90 > 90 |
| 184 | | 98 > 110 | 86 > 83 | 197 | 5 | 89 > 81 | 77 > 70 |
| 185 | | 52 > 52 | 76 > 74 | 198 | | 80 > 105 | 86 > 80 |
| 186 | | 60 > 61 | 84 > 84 | 199 | | 71 > 53 | 88 > 76 |
| 187 | | 83 > 72 | 93 > 88 | 200 | | 78 > 104 | 85 > 80 |
| | 3 | | | | | | |

Sphaerechinus gran. ♀ × *Strongylocentrotus liv.* ♂ (NH₃-Bastarde).

| | | | | | | | |
|----|----------|-----------|----------|----|----------|------------|----------|
| 1 | | 72 u. 82 | 72 u. 80 | 30 | 10 u. 15 | 114 u. 114 | 66 u. 66 |
| 2 | 10 u. 12 | 104 > 103 | 38 > 40 | 31 | 4 > 7 | 55 > 76 | 83 > 78 |
| 3 | 9 > 9 | 66 > 72 | 84 > 77 | 32 | 7 > 2 | 81 > 81 | 74 > 74 |
| 4 | 2 > 1 | 46 > 67 | 50 > 74 | 33 | 4 > 3 | 54 > 63 | 84 > 86 |
| 5 | 7 > 8 | 90 > 88 | 66 > 68 | 34 | 11 > 11 | 110 > 95 | 50 > 62 |
| 6 | 13 > 13 | 100 > 108 | 56 > 58 | 35 | 14 > 9 | 110 > 98 | 66 > 55 |
| 7 | 8 > 11 | 98 > 103 | 80 > 80 | 36 | 1 > 2 | 36 > 64 | 66 > 80 |
| 8 | 11 > 7 | 100 > 110 | 70 > 70 | 37 | 5 > 6 | 89 > 80 | 83 > 83 |
| 9 | 6 > 8 | 60 > 97 | 71 > 75 | 38 | 11 > 6 | 83 > 67 | 70 > 72 |
| 10 | 2 > 4 | 79 > 78 | 76 > 71 | 39 | 19 > 7 | 117 > 106 | 73 > 74 |
| 11 | 12 > 3 | 102 > 110 | 75 > 70 | 40 | 9 > 6 | 86 > 75 | 84 > 90 |
| 12 | 4 > 3 | 76 > 82 | 70 > 68 | 41 | 9 > 7 | 100 > 92 | 80 > 80 |
| 13 | 5 > 8 | 72 > 90 | 80 > 73 | 42 | 10 > 6 | 77 > 90 | 67 > 80 |
| 14 | 6 > 7 | 98 > 80 | 84 > 69 | 43 | 5 > 5 | 70 > 80 | 64 > 72 |
| 15 | 11 > 9 | 99 > 102 | 85 > 75 | 44 | 10 > 8 | 101 > 89 | 81 > 74 |
| 16 | 6 > 10 | 81 > 86 | 73 > 73 | 45 | 6 > 8 | 100 > 102 | 83 > 84 |
| 17 | 14 > 14 | 99 > 104 | 68 > 74 | 46 | 8 > 12 | 106 > 110 | 62 > 64 |
| 18 | 12 > 16 | 108 > 104 | 74 > 76 | 47 | 16 > 15 | 129 > 119 | 64 > 65 |
| 19 | 13 > 12 | 105 > 111 | 80 > 82 | 48 | 5 > 3 | 83 > 95 | 60 > 63 |
| 20 | 13 > 6 | 100 > 90 | 72 > 83 | 49 | 9 > 4 | 86 > 86 | 69 > 78 |
| 21 | 6 > 7 | 83 > 95 | 54 > 64 | 50 | 10 > 6 | 84 > 80 | 80 > 75 |
| 22 | 16 > 17 | 110 > 112 | 85 > 87 | 51 | 7 > 7 | 67 > 61 | 79 > 83 |
| 23 | 3 > 5 | 63 > 59 | 80 > 82 | 52 | 3 > 5 | 43 > 54 | 52 > 61 |
| 24 | 8 > 5 | 97 > 98 | 80 > 80 | 53 | 6 > 12 | 100 > 100 | 83 > 78 |
| 25 | 7 > 5 | 100 > 96 | 64 > 64 | 54 | 5 > 2 | 65 > 80 | 65 > 52 |
| 26 | 9 > 12 | 78 > 90 | 77 > 66 | 55 | 17 > 11 | 115 > 108 | 80 > 75 |
| 27 | 5 > 2 | 101 > 103 | 80 > 79 | 56 | 6 > 8 | 84 > 86 | 78 > 80 |
| 28 | 1 > 3 | 40 > 50 | 73 > 76 | 57 | 7 > 8 | 88 > 79 | 70 > 70 |
| 29 | 10 > 6 | 94 > 85 | 77 > 70 | 58 | 10 > 12 | 97 > 104 | 65 > 70 |

| Nr. | Querverbindungen an den Anal-armstützen | Länge der Anal-armstützen | Länge der analen Scheitelbalken | Nr. | Querverbindungen an den Anal-armstützen | Länge der Anal-armstützen | Länge der analen Scheitelbalken |
|-----|---|---------------------------|---------------------------------|-----|---|---------------------------|---------------------------------|
| 59 | 3 u. 6 | 90 u. 70 | 90 u. 84 | 103 | 5 u. 2 | 90 u. 80 | 71 u. 70 |
| 60 | 6 > 4 | 68 > 65 | 82 > 77 | 104 | 3 > 5 | 64 > 76 | 90 > 88 |
| 61 | 5 > 3 | 70 > 70 | 90 > 86 | 105 | 1 > 5 | 40 > 60 | 84 > 80 |
| 62 | 2 > 11 | 87 > 113 | 88 > 82 | 106 | 8 > 13 | 90 > 94 | 76 > 67 |
| 63 | 15 > 8 | 108 > 114 | 80 > 80 | 107 | 10 > 5 | 92 > 80 | 66 > 68 |
| 64 | 9 > 3 | 79 > 73 | 70 > 60 | 108 | 11 > 10 | 100 > 93 | 68 > 78 |
| 65 | 10 > 9 | 89 > 85 | 74 > 76 | 109 | 2 > 3 | 67 > 75 | 80 > 80 |
| 66 | 2 | 62 > 56 | 70 > 70 | 110 | 13 > 16 | 102 > 114 | 69 > 91 |
| 67 | 14 > 10 | 110 > 104 | 76 > 76 | 111 | 2 > 9 | 92 > 94 | 76 > 80 |
| 68 | 7 > 4 | 61 > 60 | 92 > 90 | 112 | 7 > 9 | 88 > 80 | 65 > 60 |
| 69 | 8 > 10 | 100 > 100 | 68 > 78 | 113 | 2 > 8 | 63 > 70 | 80 > 80 |
| 70 | 8 > 8 | 106 > 106 | 80 > 75 | 114 | 8 > 10 | 105 > 105 | 65 > 65 |
| 71 | 12 > 10 | 98 > 103 | 75 > 77 | 115 | 6 > 9 | 66 > 70 | 70 > 67 |
| 72 | 5 > 11 | 103 > 98 | 76 > 74 | 116 | 6 > 2 | 84 > 80 | 84 > 81 |
| 73 | 9 > 9 | 113 > 104 | 78 > 72 | 117 | 11 | 47 > 86 | 88 > 80 |
| 74 | 11 > 14 | 101 > 105 | 77 > 68 | 118 | 6 > 4 | 120 > 105 | 80 > 80 |
| 75 | 10 > 10 | 89 > 89 | 70 > 84 | 119 | 5 > 5 | 76 > 100 | 78 > 74 |
| 76 | 6 > 10 | 78 > 85 | 76 > 73 | 120 | 7 > 9 | 100 > 98 | 74 > 80 |
| 77 | 5 > 10 | 80 > 86 | 73 > 65 | 121 | 10 > 12 | 94 > 101 | 63 > 75 |
| 78 | 1 > 5 | 53 > 69 | 72 > 80 | 122 | 2 | 50 > 62 | 76 > 71 |
| 79 | 14 > 10 | 96 > 98 | 70 > 70 | 123 | 2 | 50 > 60 | 70 > 83 |
| 80 | 2 > 2 | 98 > 57 | 87 > 87 | 124 | 5 > 7 | 84 > 76 | 67 > 55 |
| 81 | 2 > 7 | 70 > 80 | 90 > 80 | 125 | 9 > 6 | 104 > 93 | 80 > 71 |
| 82 | 5 > 10 | 91 > 110 | 70 > 70 | 126 | 5 > 6 | 104 > 84 | 84 > 80 |
| 83 | 9 > 8 | 74 > 92 | 82 > 77 | 127 | 9 > 12 | 116 > 106 | 72 > 71 |
| 84 | 3 > 8 | 97 > 98 | 65 > 67 | 128 | 8 > 6 | 112 > 115 | 73 > 75 |
| 85 | 6 > 6 | 107 > 94 | 68 > 74 | 129 | 7 | 90 > 90 | 72 > 76 |
| 86 | 6 > 14 | 90 > 100 | 67 > 70 | 130 | 6 > 7 | 56 > 72 | 87 > 79 |
| 87 | 7 > 3 | 92 > 87 | 81 > 86 | 131 | 13 | 95 > 110 | 75 > 68 |
| 88 | 2 | 40 > 60 | 75 > 75 | 132 | 7 > 7 | 76 > 94 | 80 > 80 |
| 89 | 12 > 5 | 103 > 75 | 80 > 79 | 133 | | 74 > 70 | 85 > 87 |
| 90 | 7 > 2 | 102 > 89 | 80 > 86 | 134 | 9 > 5 | 100 > 95 | 67 > 75 |
| 91 | 7 > 13 | 90 > 100 | 67 > 67 | 135 | 11 > 8 | 98 > 101 | 70 > 73 |
| 92 | 5 > 6 | 97 > 90 | 82 > 80 | 136 | 9 > 4 | 100 > 75 | 80 > 78 |
| 93 | 9 > 4 | 85 > 65 | 79 > 73 | 137 | 5 > 3 | 94 > 83 | 76 > 75 |
| 94 | 12 > 15 | 117 > 117 | 68 > 73 | 138 | 5 > 5 | 93 > 98 | 72 > 75 |
| 95 | 6 > 12 | 93 > 85 | 78 > 72 | 139 | 1 > 3 | 59 > 61 | 88 > 85 |
| 96 | 5 > 11 | 83 > 96 | 70 > 75 | 140 | 3 > 2 | 85 > 57 | 84 > 77 |
| 97 | 7 > 9 | 86 > 75 | 75 > 75 | 141 | 13 > 6 | 119 > 88 | 78 > 82 |
| 98 | 3 > 2 | 45 > 60 | 81 > 77 | 142 | 10 > 13 | 93 > 110 | 69 > 63 |
| 99 | 3 > 6 | 70 > 58 | 72 > 73 | 143 | 3 > 13 | 88 > 114 | 87 > 84 |
| 100 | 12 > 14 | 120 > 110 | 71 > 75 | 144 | 2 > 2 | 39 > 36 | 69 > 72 |
| 101 | 10 > 14 | 104 > 103 | 64 > 76 | 145 | 4 > 4 | 78 > 77 | 87 > 87 |
| 102 | 10 > 9 | 90 > 90 | 72 > 74 | 146 | 4 > 9 | 110 > 89 | 82 > 76 |

| Nr. | Querverbindungen an den Analarmstützen | Länge der Analarmstützen | Länge der analen Scheitelbalken | Nr. | Querverbindungen an den Analarmstützen | Länge der Analarmstützen | Länge der analen Scheitelbalken |
|-----|--|--------------------------|---------------------------------|-----|--|--------------------------|---------------------------------|
| 147 | 11 u. 7 | 90 u. 91 | 69 u. 67 | 174 | 3 | 70 u. 67 | 92 u. 89 |
| 148 | 7 > 13 | 111 > 114 | 67 > 72 | 175 | 6 u. 4 | 73 > 67 | 88 > 90 |
| 149 | 7 > 5 | 97 > 101 | 70 > 74 | 176 | 7 > 5 | 90 > 84 | 88 > 84 |
| 150 | 2 | 53 > 62 | 80 > 75 | 177 | 1 > 1 | 63 > 86 | 77 > 60 |
| 151 | 1 | 61 > 54 | 84 > 65 | 178 | 11 > 7 | 101 > 90 | 67 > 66 |
| 152 | 6 > 11 | 101 > 95 | 79 > 85 | 179 | 5 > 6 | 96 > 88 | 80 > 84 |
| 153 | 11 > 6 | 113 > 100 | 85 > 82 | 180 | 10 > 9 | 91 > 110 | 84 > 80 |
| 154 | 3 > 4 | 54 > 60 | 84 > 77 | 181 | 1 > 1 | 58 > 58 | 68 > 66 |
| 155 | 9 > 9 | 111 > 111 | 84 > 83 | 182 | 2 | 87 > 86 | 84 > 88 |
| 156 | 7 > 3 | 84 > 72 | 74 > 73 | 183 | 2 > 1 | 62 > 60 | 75 > 80 |
| 157 | 16 > 15 | 106 > 105 | 80 > 74 | 184 | 7 > 6 | 73 > 74 | 70 > 65 |
| 158 | 5 > 2 | 89 > 90 | 75 > 82 | 185 | 11 > 8 | 96 > 97 | 70 > 80 |
| 159 | 2 > 4 | 77 > 63 | 62 > 65 | 186 | 3 > 3 | 75 > 70 | 76 > 71 |
| 160 | 3 > 4 | 111 > 104 | 84 > 79 | 187 | 2 > 2 | 71 > 82 | 73 > 76 |
| 161 | 10 > 14 | 86 > 93 | 80 > 89 | 188 | 3 > 1 | 75 > 75 | 64 > 66 |
| 162 | 9 | 90 > 85 | 71 > 70 | 189 | 7 > 9 | 95 > 114 | 86 > 91 |
| 163 | 9 > 3 | 93 > 86 | 80 > 80 | 190 | 6 > 1 | 74 > 80 | 83 > 83 |
| 164 | 12 > 8 | 100 > 80 | 76 > 71 | 191 | 4 > 7 | 79 > 92 | 63 > 63 |
| 165 | | 25 > 56 | 69 > 71 | 192 | 3 > 6 | 94 > 92 | 75 > 70 |
| 166 | 8 > 3 | 75 > 62 | 88 > 82 | 193 | 8 > 5 | 91 > 81 | 85 > 75 |
| 167 | 4 > 1 | 55 > 65 | 70 > 68 | 194 | 4 | 110 > 108 | 80 > 72 |
| 168 | 1 > 3 | 68 > 80 | 79 > 80 | 195 | 4 | 92 > 50 | 64 > 58 |
| 169 | 14 > 6 | 100 > 90 | 72 > 64 | 196 | | 69 > 64 | 66 > 70 |
| 170 | 1 | 49 > 60 | 81 > 84 | 197 | 1 > 4 | 56 > 89 | 78 > 75 |
| 171 | 12 > 11 | 109 > 107 | 75 > 65 | 198 | 8 > 8 | 83 > 83 | 79 > 72 |
| 172 | 6 > 11 | 104 > 115 | 76 > 68 | 199 | 8 > 10 | 79 > 98 | 74 > 81 |
| 173 | 8 | 74 > 87 | 79 > 83 | 200 | 7 | 93 > 66 | 84 > 76 |

Längenverteilungen der verschiedenen Organe als angenähert zufällig betrachtet werden können (vgl. Abb. 7). Auch frühere Untersuchungen (z. B. Köhler 15/16) beschränkten sich auf diese Zahl.

Hinsichtlich der Längen der Analarmstützen besteht die Möglichkeit einer Fehlerquelle darin, daß ihr Ende teilweise eingeschmolzen ist. Daß diese Fehlerquelle in dem vorliegenden Material keine Rolle spielt, geht aber daraus hervor, daß der Zusammenhang der beiden Analarmstützen zum Teil höher, im übrigen nur unwesentlich geringer als der zwischen den beiden analen Scheitelbalken ist, bei denen eine Einschmelzung nicht in Frage kommt; wenn aber die Einschmelzung der Enden der Analarmstützen auf beiden Seiten in gleicher Weise stattgefunden hätte, wäre das ohne Einfluß auf unsere Berechnungen.

Die Seiten 66 bis 74 enthalten die Tabellen mit den Ergebnissen der Messungen bzw. Zählungen. In den Tabellenreihen sind stets die

Messungen an der rechten Skeletthälfte rechts, die an der linken Hälfte links eingetragen, wobei rechts und links nach Aufsicht auf die Oral-seite unterschieden wurde. Alles Material stammt aus den oben erwähnten früheren Versuchen. Mit Rücksicht auf die erforderliche höhere Genauigkeit wurden aber je 200 Tiere neu gemessen.

III. Die Anzahl der Querverbindungen an den Analarmstützen.

Die Anzahl der Querverbindungen an den Analarmstützen links und rechts gibt das einfachste numerische Maß für die Symmetrie bei den Pluteis. Zunächst wird untersucht ob zu einer großen Zahl von Querverbindungen links eine große oder kleine Zahl von Querverbindungen rechts gehört. Das Mittel dazu ist die Aufstellung des Korrelationskoeffizienten r aus den Zahlen der vorstehenden Tabellen.

Für die *Sphaerechinus*-Plutei ergibt sich die folgende Tabelle:

| | links | | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------------------|-------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-------|--|--|--|
| Zahl der Quer- verbindungen | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | Summe | | | |
| 14 | 1 | | | | | | | | | | | | 1 | | | |
| 15 | | | | | | | | | | | | | 0 | | | |
| 16 | | | 1 | | | | 1 | | | | | | 2 | | | |
| 17 | | 1 | | 3 | 1 | 1 | 3 | 1 | | | | | 10 | | | |
| 18 | | | | | 4 | 2 | 2 | | | | | | 8 | | | |
| 19 | | | | | 4 | 10 | 12 | 3 | | | | | 29 | | | |
| 20 | | | | | | 4 | 24 | 12 | 11 | | | | 51 | | | |
| 21 | | | | | | | 5 | 19 | 13 | 3 | 1 | | 41 | | | |
| 22 | | | | | | | 2 | 7 | 21 | 10 | 2 | | 42 | | | |
| 23 | | | | | | | 1 | 1 | 4 | 5 | 1 | | 12 | | | |
| 24 | | | | | | | | | 1 | | 2 | | 3 | | | |
| 25 | | | | | | | | | | | | 1 | 1 | | | |
| Summe | 1 | 1 | 1 | 3 | 9 | 17 | 50 | 43 | 50 | 18 | 6 | 1 | 200 | | | |
| rechts | | | | | | | | | | | | | | | | |

Bezeichnet man die Zahl der Querverbindungen rechts als X , ihren Mittelwert als \mathfrak{M}_x , die Abweichungen vom Mittelwert als x , die Zahl der Querverbindungen links als Y , ihren Mittelwert als \mathfrak{M}_y , die Ab-

weichungen als y , so ist der Korrelationskoeffizient definiert durch

$$r = \frac{\Sigma xy}{\sqrt{\Sigma x^2 \cdot \Sigma y^2}}$$
 Sein mittlerer Fehler beträgt $\frac{1-r^2}{\sqrt{N}}$, wo $N = 200$ die Zahl der Versuchstiere.

Aus der Tabelle wurden berechnet

für die rechte Seite $\mathcal{M}_x = 20,43$, $\Sigma x^2 = 972$,

für die linke Seite $\mathcal{M}_y = 19,93$, $\Sigma y^2 = 994$,

$\Sigma xy = 569$;

hieraus ergibt sich $r = 0,595 \pm 0,046$

Für die Ammoniaktiere ergibt sich die folgende Tabelle:

| | | links | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------------------|--|-------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-------|
| Zahl der Quer- verbindungen | | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | Summe |
| 0 | | 4 | 1 | 2 | | 2 | | | 1 | | 1 | | | | | | | | | | | 11 |
| 1 | | 1 | 2 | 2 | 1 | 1 | | 1 | | | | | | | | | | | | | | 8 |
| 2 | | 4 | 1 | 3 | 2 | | 4 | 1 | 2 | | | | | | | | | | | | | 17 |
| 3 | | 1 | 3 | 1 | 1 | 2 | 3 | | 2 | 1 | 2 | | | 1 | | | | | | | | 17 |
| 4 | | | 1 | 2 | 2 | 1 | | 3 | 1 | | 3 | | | | | | | | | | | 13 |
| 5 | | | 2 | | 3 | | 3 | | 3 | 2 | 1 | 1 | | 1 | | | | | | | | 16 |
| 6 | | | | | 3 | | 4 | 1 | 1 | 1 | 2 | 3 | 2 | | 2 | 1 | | | | | | 20 |
| 7 | | 1 | | 1 | | 2 | 1 | 3 | 2 | | 1 | | 3 | | | | | | | 1 | | 15 |
| 8 | | 1 | | 1 | 1 | | 1 | 3 | 2 | 2 | 1 | 1 | 2 | 1 | | | 1 | | | | | 17 |
| 9 | | | | 1 | | 1 | | 1 | 4 | | 3 | 3 | 1 | | | 1 | | | | | | 15 |
| 10 | | | | | | 1 | 2 | 1 | | 3 | | 1 | 1 | 1 | | 2 | | | | | | 12 |
| 11 | | 1 | | 1 | | | | 2 | 2 | | 1 | | | 1 | 1 | | | | 1 | | | 10 |
| 12 | | | | | | | | 2 | | 1 | 2 | 3 | | | 1 | | | | | | | 9 |
| 13 | | 1 | | | 1 | | | | 2 | 1 | | 1 | | | 1 | | | | | | | 7 |
| 14 | | | | | | | | 1 | | | | 2 | 1 | 1 | | 1 | | | | | | 6 |
| 15 | | | | | | | | | | | | 1 | | 1 | | | | | 2 | | | 4 |
| 16 | | | | | | | | | | | | | | 1 | 1 | | | | | | | 2 |
| 17 | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | | | | 1 |
| Summe | | 14 | 10 | 14 | 14 | 10 | 20 | 19 | 20 | 12 | 16 | 16 | 11 | 8 | 5 | 5 | 1 | 3 | 1 | 0 | 1 | 200 |
| rechts | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

Danach ist

für die rechte Seite $\mathcal{M}_x = 6,8$, $\Sigma x^2 = 3445$,

für die linke Seite $\mathcal{M}_y = 6,88$, $\Sigma y^2 = 3272$,

$\Sigma xy = 1513$

hieraus ergibt sich $r = 0,452 \pm 0,056$.

Bei *Sphaerechinus* haben alle 200 Tiere an beiden Analarmsstützen Querverbindungen; bei den Ammoniaktieren (vgl. die folgende Tabelle)

| | Querverbindungen links | Keine Querverbindungen links |
|-------------------------------------|---------------------------|------------------------------------|
| Querverbindungen rechts | 179 | 10 |
| Keine Querverbindungen rechts | 7 | 4 |

Vorkommen von Querverbindungen an den Analarmstützen von Bastarden mit Verschiebung der Vererbungsrichtung.

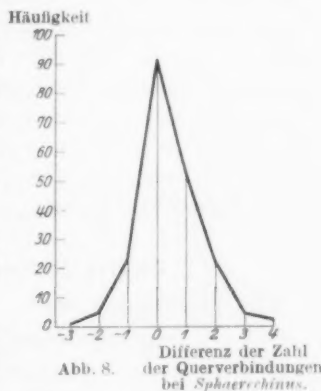
haben von 200 Tieren 179 an beiden Analarmen Querverbindungen und nur 4 überhaupt keine. Bei den normalen Bastarden dagegen (vgl. Tabelle) haben unter 200 Tieren 152 überhaupt keine Querver-

| | Querverbindungen links | Keine Querverbindungen links |
|-------------------------------------|---------------------------|------------------------------------|
| Querverbindungen rechts | 10 | 15 |
| Keine Querverbindungen rechts | 23 | 152 |

Vorkommen von Querverbindungen an den Analarmstützen von normalen Bastarden.

bindungen und nur 10 solche auf beiden Seiten, so daß in diesem Fall der Korrelationskoeffizient kein Maß für die Symmetrie bieten würde. Bei diesem Verhalten der Bastarde hat eine Untersuchung über die Symmetrie hinsichtlich der Anzahl der Querverbindungen links und rechts nach der Korrelationsmethode keinen Sinn. Da bei *Strongylocentrotus* keine Querverbindungen an den Analarmstützen vorhanden sind, ist diesbezüglich nur ein Vergleich zwischen *Sphaerechinus* und den Ammoniakbastarden möglich.

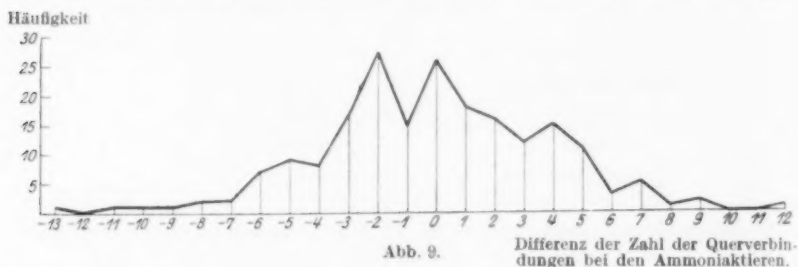
Nach der obigen Berechnung liegt für die Zahl der Querverbindungen links und rechts bei den *Sphaerechinus*-Pluteis die Korrelation zwischen 0,55 und 0,64, bei den Ammoniakbastarden zwischen 0,396 und 0,508. Die obere Grenze liegt bei den Ammoniakbastarden



unter der unteren Grenze von *Sphaerechinus*. Die *Sphaerechinus*-Plutei sind also in diesem Merkmal symmetrischer als die Ammoniakbastarde.

Um die Symmetrieverhältnisse darzustellen, haben wir außerdem sowohl bei den *Sphaerechinus*-Pluteis wie bei den Ammoniaktieren die Differenz zwischen der Anzahl der Querverbindungen an den Analarmsstützen — und zwar Zahl der Querverbindungen links minus Zahl der Querverbindungen rechts — gebildet und die Häufigkeit dieser Differenzen graphisch dargestellt. Abb. 8 zeigt diese Häufigkeitskurve für *Sphaerechinus*. Bei einer mittleren Zahl von 20 Querverbindungen für jede Analarmsstütze zeigen unter 200 Tieren 91 völlige Symmetrie, 75 eine Abweichung von 1 auf einer der beiden Seiten und nur insgesamt 34 Tiere zeigen eine Abweichung von 2 und mehr; zwei Fälle einer Differenz von 4 stellen hier das Maximum der Assymmetrie dar und die Variationsbreite der Abweichungen beträgt 7.

Ein ganz anderes Bild zeigt die entsprechende Kurve für die Ammoniaktiere (Abb. 9). Bei einer mittleren Zahl von 7 Querverbindungen



an jeder Analarmsstütze sind hier von 200 Tieren nur 26 völlig symmetrisch gebaut, 33 zeigen eine Abweichung von 1 auf einer der beiden Seiten und bei 141 Tieren ist die Differenz der Zahl der Querverbindungen mehr als 2. Im Gegensatz zu der Kurve für die *Sphaerechinus*-Plutei haben wir hier eine mehrgipflige Kurve, deren Maximum bei -2 liegt. Die größte Differenz zwischen der Zahl der Querverbindungen beträgt 13. Die Assymmetrie drückt sich also einerseits in der Mehrgipfligkeit der Kurve aus, andererseits darin, daß bei einer mittleren Anzahl von 7 Querverbindungen die Variationsbreite 25 beträgt.

IV. Zweite Methode der Messung der Symmetrie.

Die Beziehungen der

Längenmaße der einzelnen Skeletteile

zueinander bieten für unsere Untersuchungen das zweite wichtige Kriterium beim Vergleich der verschiedenen Echinoideenplutei. Im folgenden werden zunächst die Korrelationen der Längen der einzelnen Skeletteile bei den verschiedenen Pluteis berechnet und miteinander

verglichen. Bei allen Berechnungen sind für die einzelnen Skelettstäbe folgende Indices eingeführt:

- für die linke Analarmstütze 1,
- für den linken analen Scheitelbalken 2,
- für die rechte Analarmstütze 3,
- für den rechten analen Scheitelbalken 4,

M mit dem betreffenden Index versehen, bezeichnet den Mittelwert der Längen X des betreffenden Organs ($M = \frac{\sum X}{N}$), μ mit dem entsprechenden Index den zugehörigen mittleren Fehler, $\mu = \sqrt{\frac{\sum x^2}{N}}$, wobei x die Fehler, also die Abweichung einer Länge X vom Mittelwert und $N = 200$ die Zahl der Versuchstiere bedeutet. $v = \frac{\mu}{M}$ die sogenannten Variationskoeffizienten. $r_{\lambda\lambda}$ bezeichnet den Korrelationskoeffizienten zwischen den Längen der mit den Nummern λ und λ versehenen Organe, wobei $r_{\lambda\lambda} = \frac{\sum x_{\lambda} x_{\lambda}}{\sqrt{\sum x_{\lambda}^2 \cdot \sum x_{\lambda}^2}}$. Dabei bedeuten x_{λ} und x_{λ} die Fehler in den Messungen der jeweils mit λ bzw. λ bezeichneten Organe. Zu jedem r wurde außerdem der zugehörige mittlere Fehler $M_r = \pm \frac{1-r^2}{\sqrt{N}}$ bestimmt. Endlich bedeuten λ , bzw. λ jeweils eine der Zahlen 1, 2, 3, 4.

Bei jeder Korrelationstabelle wurden die μ unabhängig voneinander berechnet; dies gab eine Kontrolle der zum Teil verschiedenen Gruppierungen in bezug auf die Genauigkeit der Rechnung. Im wesentlichen wurde mit dem Rechenschieber gearbeitet; Abweichungen bei den verschiedenen Rechnungen wurden zugelassen, falls sie weniger als 5% betragen. Da die Messungen nur auf 3 Stellen genau waren, war dieses Verfahren durchaus zulässig. In der weitaus größten Zahl der Fälle ergaben sich die μ übrigens als identisch.

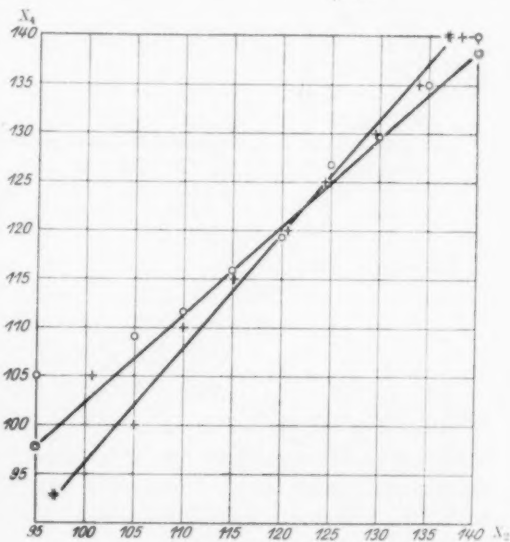


Abb. 10.

Als Beispiel für die Berechnung mögen die beiden folgenden Tabellen dienen. In der ersten sind mit X_4 die Werte der horizontalen, mit X_2 die der vertikalen Reihen bezeichnet. Sie behandelt also den Zusammenhang zwischen linkem und rechtem analem Scheitelbalken bei *Strongylocentrotus* und zeigt eine starke Korrelation.

| Länge der analen Scheitelbalken | links | | | | | | | | | | Summe |
|---------------------------------------|-------|--------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|-------|
| | 93—97 | 98—102 | 103—107 | 108—112 | 113—117 | 118—122 | 123—127 | 128—132 | 133—137 | 138—142 | |
| 93—97 | | | | | | | | | | | 0 |
| 98—102 | | | 1 | | | | | | | | 1 |
| 103—107 | 1 | | 2 | | | | | | | | 3 |
| 108—112 | | | 4 | 8 | 5 | | | | | | 17 |
| 113—117 | | | | 4 | 25 | 5 | | | | | 34 |
| 118—122 | | | | | 5 | 39 | 8 | 1 | | | 53 |
| 123—127 | | | | | 2 | 3 | 35 | 5 | | | 45 |
| 128—132 | | | | | 1 | | 2 | 29 | 1 | | 33 |
| 133—137 | | | | | | | | 2 | 8 | | 10 |
| 138—142 | | | | | | | | | 1 | 3 | 4 |
| Summe | 1 | 0 | 7 | 12 | 38 | 47 | 45 | 37 | 10 | 3 | 200 |
| rechts | | | | | | | | | | | |

Hiernach sind

$$M(x_4) = 122 \quad \mu(x_4) = 1,549$$

$$M(x_2) = 122 \quad \mu(x_2) = 1,581$$

$$\Sigma x_4 x_2 = 431$$

$$r_{2,4} = 0,875 \pm 0,017.$$

Abb. 10 zeigt die zu der Korrelationstabelle für die analen Scheitelbalken von *Strongylocentrotus* gehörigen Regressionslinien; die durch Berechnung gefundenen Endpunkte der Regressionslinien sind durch doppelte Konturen gekennzeichnet. Da der Korrelationskoeffizient ziemlich groß ist, ist der Winkel der Regressionslinien ziemlich klein.

Die nächste Korrelationstabelle zeigt die Beziehung der linken Analarmstütze X_1 zum rechtem Scheitelbalken X_4 bei den Ammoniaktieren; hier ist kein Zusammenhang vorhanden.

| Analarmsstützen links | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------------------------|-------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Länge | Summe | 125—129 | 120—124 | 115—119 | 110—114 | 105—109 | 100—104 | 95—99 | 90—94 | 85—89 | 80—84 | 75—79 | 70—74 | 65—69 | 60—64 | 55—59 | 50—54 | 45—49 | 40—44 | 35—39 | 30—34 | 25—29 |
| 40—44 | 1 | | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | |
| 45—49 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 50—54 | 1 | | | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | |
| 55—59 | 4 | | | | 1 | | 1 | | 1 | | 1 | | | | | | | | | | | |
| 60—64 | 13 | | | | 1 | 1 | 3 | | 1 | 1 | 2 | 2 | | 1 | 1 | | | | 1 | | | |
| 65—69 | 25 | 1 | | | 1 | 2 | 3 | 3 | 5 | | 1 | 4 | 1 | 1 | 2 | | | | | | | |
| 70—74 | 47 | | | | 3 | 2 | 5 | 5 | 8 | 2 | 5 | 4 | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | | 2 | | 1 |
| 75—79 | 44 | | | | 4 | 2 | 9 | 2 | 6 | 4 | 2 | | 2 | 2 | 3 | 1 | 2 | 1 | 2 | | | |
| 80—84 | 47 | | 1 | 1 | 2 | 2 | 5 | 5 | 5 | 5 | 2 | 4 | 4 | 3 | 3 | | 2 | 2 | 1 | | | |
| 85—89 | 18 | | | | 1 | | 2 | 2 | 1 | 3 | | 1 | 4 | | 2 | 1 | 1 | | | | | |
| Summe | 200 | 1 | 1 | 6 | 13 | 9 | 29 | 17 | 27 | 15 | 13 | 15 | 14 | 8 | 9 | 6 | 6 | 4 | 4 | 2 | 4 | 1 |
| anale Scheitelbalken rechts | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

anale Scheitelbalken rechts

Darnach sind: $M(x_4) = 74,7$ $\mu(x_4) = 1,62$
 $M(x_1) = 84,4$ $\mu(x_1) = 3,44$

$$\Sigma x_1 x_4 = 5$$

$$r_{1,4} = 0,00427 \pm 0,07.$$

Die Abb. 11 zeigt die zu der vorhergehenden Tabelle gehörigen Regressionslinien. Da der Korrelationskoeffizient beinahe Null ist, ist der Winkel der Regressionslinien nahezu ein rechter.

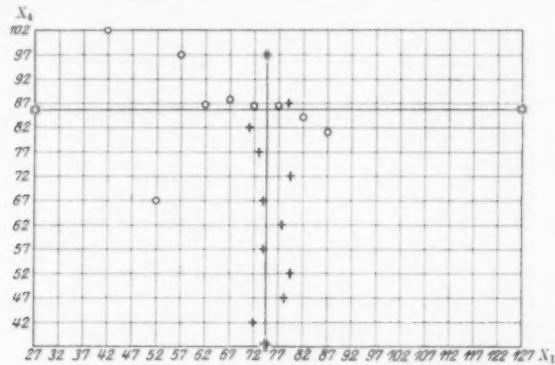


Abb. 11.

Die Korrelationsberechnung ergibt die Mittelwerte M , die Variationskoeffizienten v und die Korrelationskoeffizienten r . Diese Werte sind in den folgenden Tabellen zusammengestellt.

Mittelwerte der Längen.

| | Linke Analarmstütze M_1 | Rechte Analarmstütze M_3 | Linker Scheitelbalken M_2 | Rechter Scheitelbalken M_4 |
|---------------------------------|---------------------------------|----------------------------------|-----------------------------------|------------------------------------|
| <i>Strongylocentrotus</i> . . . | 116 | 117 | 122 | 122 |
| <i>Sphaerechinus</i> . . . | 133 | 130 | 51,6 | 52,2 |
| Bastarde | 85,9 | 77,7 | 81,2 | 80,5 |
| NH ₃ -Bastarde . . . | 84,4 | 88,0 | 75,2 | 74,7 |

Variationskoeffizienten.

| | Linke Analarmstütze v_1 | Rechte Analarmstütze v_3 | Linker Scheitelbalken v_2 | Rechter Scheitelbalken v_4 |
|---------------------------------|---------------------------------|----------------------------------|-----------------------------------|------------------------------------|
| <i>Strongylocentrotus</i> . . . | 0,083 | 0,09 | 0,065 | 0,062 |
| <i>Sphaerechinus</i> . . . | 0,057 | 0,063 | 0,066 | 0,069 |
| Bastarde | 0,247 | 0,228 | 0,105 | 0,1 |
| NH ₃ -Bastarde . . . | 0,225 | 0,195 | 0,115 | 1,09 |

Korrelationskoeffizienten.

| $r =$ | <i>Strongylocentrotus</i> | <i>Sphaerechinus</i> | Bastarde | NH ₃ -Bastarde |
|--|---------------------------|----------------------|-------------------|---------------------------|
| anale Scheitelbalken links und rechts $r_{2,4}$ | $0,875 \pm 0,017$ | $0,434 \pm 0,057$ | $0,76 \pm 0,03$ | $0,696 \pm 0,036$ |
| Analarmstützen links und rechts $r_{1,3}$ | $0,722 \pm 0,034$ | $0,685 \pm 0,038$ | $0,668 \pm 0,039$ | $0,756 \pm 0,03$ |
| Analarmstützen } links anale Scheitelbalken } $r_{1,2}$ | $0,079 \pm 0,07$ | $0,036 \pm 0,07$ | $0,290 \pm 0,065$ | $-0,083 \pm 0,07$ |
| Analarmstützen } rechts anale Scheitelbalken } $r_{3,4}$ | $0,147 \pm 0,069$ | $-0,151 \pm 0,069$ | $0,355 \pm 0,062$ | $-0,148 \pm 0,069$ |
| Analarmstützen links anale Scheitelbalken rechts $r_{1,4}$ | $0,114 \pm 0,0698$ | $-0,052 \pm 0,07$ | $0,313 \pm 0,064$ | $0,004 \pm 0,07$ |
| Analarmstützen rechts anale Scheitelbalken links $r_{2,3}$ | $0,132 \pm 0,069$ | $-0,156 \pm 0,069$ | $0,290 \pm 0,065$ | $-0,132 \pm 0,069$ |

Die Mittelwerte aller vier Skelettstäbe verhalten sich bei Bastarden und Ammoniaktieren genau gleich; sie nehmen eine Mittelstellung ein, d. h. gegenüber *Strongylocentrotus* sind alle verkleinert, gegenüber *Sphaerechinus* sind die Analarmstützen verkleinert, die analen Scheitelbalken vergrößert. Das Verhältnis von analen Scheitelbalken zu Analarmstützen ist dadurch wie bei *Strongylocentrotus* etwa 1 : 1 geworden.

Die Variationskoeffizienten, die alle sehr schön miteinander übereinstimmen, zeigen, daß die Variation der Analarmstützen (v_1 und v_3) bei *Sphaerechinus* am geringsten ist, etwas größer ist sie bei *Strongylocentrotus*; die Variation der analen Scheitelbalken ist bei beiden Tieren annähernd gleich. Bei beiden Bastarden sehen wir die Variation aller Skeletteile gegenüber den elterlichen Tieren stark erhöht, wobei die Variation der Analarmstützen wesentlich stärker zugenommen hat als die der analen Scheitelbalken.

Zwischen den Längen der beiden analen Scheitelbalken herrscht bei *Strongylocentrotus* die stärkste Korrelation; bei *Sphaerechinus* ist sie verhältnismäßig schwach, bei den beiden Bastarden nicht viel schwächer als bei *Strongylocentrotus*. Die Längen der beiden Analarm-

stützen sind bei *Strongylocentrotus* etwas schwächer, bei *Sphaerechinus* wesentlich stärker korreliert als die analen Scheitelbalken. Bei den normalen Bastarden sind wie bei den väterlichen Larven die Längen der Analarmstützen etwas schwächer korreliert als die der Scheitelbalken, bei den Ammoniaktieren dagegen findet sich das umgekehrte Verhalten. Besonders auffallend ist es, daß bei den Ammoniakbastarden die Korrelation zwischen den Längen der Analarmstützen um einen geringen Betrag stärker ist als bei jedem der Eltern. Ganz anders als bei diesen morphologisch paarweise zueinander gehörigen Skelettstäben ist das Verhältnis zwischen den übrigen Skeletteilen, d. h. je einer Analarmstütze und einem analen Scheitelbalken. Bei *Strongylocentrotus*, *Sphaerechinus* und den Ammoniakbastarden stehen die Korrelationskoeffizienten alle sehr nahe bei Null; während sie bei *Strongylocentrotus* einer ganz schwach positiven Korrelation zuneigen, tendieren sie bei *Sphaerechinus* und den Ammoniakbastarden nach einer schwach negativen Korrelation. Völlig anders sind die Verhältnisse dagegen bei den normalen Bastarden. Hier finden wir bei allen vier möglichen Kombinationen von Analarmstützen und Scheitelbalken eine zwar schwache, aber deutlich positive Korrelation, die übereinstimmend überall etwa von der Größenordnung 0,3 ist. Demnach tritt bei den Bastarden eine Korrelation auf, die bei beiden elterlichen Formen nicht oder kaum vorhanden ist, und diese Korrelation verschwindet wieder bei den Ammoniakbastarden. Die Ammoniaktiere gleichen hinsichtlich dieser Korrelationen mehr den mütterlichen als den väterlichen Larven.

Wir untersuchen nun zunächst das Verhalten der beiden Skeletthälften zueinander hinsichtlich ihrer apparenten Symmetrie; wir nennen diese Symmetrie »apparente Symmetrie«, weil sie zwar den äußerlichen Bau der Tiere charakterisiert, aber nichts über das Verhalten der einzelnen Skeletteile aussagt.

Ein Maß der apparenten Symmetrie gewinnt man, wenn man den Korrelationskoeffizienten zwischen den Produkten $X_1 X_2$ und $X_3 X_4$ aufstellt. Sind die beiden Produkte stark positiv korreliert, so herrscht Symmetrie; sind sie stark negativ korreliert, so herrscht Antisymmetrie; ist der Koeffizient Null, so ist der Bau der Tiere rein zufällig und es herrscht Asymmetrie. Zunächst sei der Wert des Korrelationskoeffizienten zwischen zwei Produkten allgemein abgeleitet unter der Annahme, daß die Abweichungen vom Mittelwert so klein sind, daß dritte und höhere Potenzen der Fehler gegenüber dem Mittelwert vernachlässigt werden können. Dann gilt für den Mittelwert \mathfrak{M} von $X_1 \cdot X_2$ bzw. \mathfrak{M}' von $X_3 X_4$ nach Czuber (S. 151)

$$\mathfrak{M} = M_1 M_2 + \mu_1 \mu_2 r_{1,2}$$

$$\mathfrak{M}' = M_3 M_4 + \mu_3 \mu_4 r_{3,4}.$$

Und für den mittleren Fehler μ bzw. μ' des \mathfrak{M} bzw. \mathfrak{M}' gilt

$$\begin{aligned}\mu^2 &= M_2^2 \mu_1^2 + M_1^2 \mu_2^2 + 2 M_1 M_2 \mu_1 \mu_2 r_{1,2} \\ \mu'^2 &= M_3^2 \mu_4^2 + M_4^2 \mu_3^2 + 2 M_3 M_4 \mu_3 \mu_4 r_{3,4}.\end{aligned}$$

Für den Korrelationskoeffizienten zwischen $X_1 X_2$ und $X_3 X_4$ gilt dann nach der Definition

$$\begin{aligned}q \mu \mu' &= \frac{1}{N} \sum (X_1 X_2 - \mathfrak{M}) (X_3 X_4 - \mathfrak{M}') \\ &= \frac{1}{N} \sum X_1 X_2 X_3 X_4 - \frac{\mathfrak{M}}{N} \sum X_3 X_4 - \frac{\mathfrak{M}'}{N} \sum X_1 X_2 + \mathfrak{M} \mathfrak{M}' \\ &= \frac{1}{N} \sum X_1 X_2 X_3 X_4 - \mathfrak{M} \mathfrak{M}' \text{ nach der Definition von } \mathfrak{M} \text{ und } \mathfrak{M}'.\end{aligned}$$

Dieser Koeffizient soll nun ausgedrückt werden durch die $M_x, \mu_x, r_{x\lambda}$. Setzt man $X_x = M_x + x_x$ so wird

$$q = \frac{1}{N} \sum (M_1 + x_1)(M_2 + x_2)(M_3 + x_3)(M_4 + x_4) - (M_1 M_2 + \mu_1 \mu_2 r_{1,2})(M_3 M_4 + \mu_3 \mu_4 r_{3,4})$$

$$= \frac{\sum (M_2^2 \mu_1^2 + M_1^2 \mu_2^2 + 2 M_1 M_2 \mu_1 \mu_2 r_{1,2}) (M_3^2 \mu_4^2 + M_4^2 \mu_3^2 + 2 M_3 M_4 \mu_3 \mu_4 r_{3,4})}{\sqrt{(M_2^2 \mu_1^2 + M_1^2 \mu_2^2 + 2 M_1 M_2 \mu_1 \mu_2 r_{1,2}) (M_3^2 \mu_4^2 + M_4^2 \mu_3^2 + 2 M_3 M_4 \mu_3 \mu_4 r_{3,4})}}$$

Man beachte, daß nach der Definition des Mittelwerts $\sum x_r = 0$ ist,

daß $\frac{\sum x_x x_\lambda}{N} = r_{x\lambda} \mu_x \mu_\lambda$ ist, daß höhere Potenzen der Fehler verschwinden, dann wird der Zähler von q zu

$$\begin{aligned}M_1 M_2 M_3 M_4 + M_1 M_2 \mu_3 \mu_4 r_{3,4} + M_3 M_4 \mu_1 \mu_2 r_{1,2} + M_1 M_3 \mu_2 \mu_4 r_{2,4} \\ + M_1 M_4 \mu_2 \mu_3 r_{2,3} + M_2 M_3 \mu_1 \mu_4 r_{1,4} + M_2 M_4 \mu_1 \mu_3 r_{1,3} - M_1 M_2 \mu_3 \mu_4 r_{3,4} \\ - M_3 M_4 \mu_1 \mu_2 r_{1,2} - M_1 M_2 M_3 M_4.\end{aligned}$$

Darnach wird

$$q = \frac{M_1 M_3 \mu_2 \mu_4 r_{2,4} + M_1 M_4 \mu_2 \mu_3 r_{2,3} + M_2 M_3 \mu_1 \mu_4 r_{1,4} + M_2 M_4 \mu_1 \mu_3 r_{1,3}}{\sqrt{(M_2^2 \mu_1^2 + M_1^2 \mu_2^2 + 2 M_1 M_2 \mu_1 \mu_2 r_{1,2}) (M_3^2 \mu_4^2 + M_4^2 \mu_3^2 + 2 M_3 M_4 \mu_3 \mu_4 r_{3,4})}}$$

Dividiert man Zähler und Nenner mit $M_1 M_2 M_3 M_4$ und bezeichnet

man wieder $v_x = \frac{\mu_x}{M_x}$, so wird dies zu

$$q = \frac{v_1 v_3 r_{1,3} + v_1 v_4 r_{1,4} + v_2 v_3 r_{2,3} + v_2 v_4 r_{2,4}}{\sqrt{(v_1^2 + v_2^2 + 2 v_1 v_2 r_{1,2}) (v_3^2 + v_4^2 + 2 v_3 v_4 r_{3,4})}}$$

Damit ist das Maß der apparenten Symmetrie zurückgeführt auf die Variationskoeffizienten der einzelnen Organe und die Korrelationskoeffizienten der Organe untereinander.

Unter Verwendung der in den Tabellen für r und v gegebenen Werte erhält man folgende Resultate:

$$\begin{aligned}Strongylocentrotus & q = 0,806 \\ Sphaerechinus & q = 0,469\end{aligned}$$

Normale Bastarde $\varrho = 0,704$

Sph. ♀ × *Str.* ♂

NH₃-Bastarde $\varrho = 0,766$.

Sph. ♀ × *Str.* ♂

Wir sagten, daß 1 vollkommene Symmetrie, 0 völlig zufälliges Verhalten (Asymmetrie) bedeutet. Demnach herrscht bei den *Strongylocentrotus*-Pluteis zwischen der linken und rechten Skelethälfte die größte Symmetrie, bei *Sphaerechinus* ist nur eine mäßige Symmetrie vorhanden, die Bastarde dagegen sind wieder recht stark symmetrisch, die Ammoniakbastarde stehen sogar nur wenig hinter den *Strongylocentrotus*-Pluteis zurück.

Wir müssen uns aber fragen, ob diese apparente Symmetrie mit der tatsächlichen Symmetrie aller Skeletteile zueinander übereinstimmt. Es könnte ja sehr wohl sein, daß eine Symmetrie dadurch vorgetäuscht wird, daß die asymmetrischen Einzelteile sich zu zueinander symmetrischen Skelethälften ergänzen, so daß z. B. links zu einer kleinen Analarmstütze ein großer analer Scheitelbalken, rechts aber zu einer großen Analarmstütze ein kleiner analer Scheitelbalken gehören würde. Darüber sagt unser Maß der apparenten Symmetrie nichts aus.

Um diese Verhältnisse aufzudecken, müssen wir uns einer anderen Methode bedienen. Ein Maß der tatsächlichen Symmetrie läßt sich folgendermaßen ableiten. Die Asymmetrie bei einem bestimmten Organ eines Tieres besteht in dem Überwiegen der Größe auf der einen Seite über die Größe auf der andern, und zwar spielt für die Existenz einer Asymmetrie das Vorzeichen dieser Differenz keine Rolle. Zur Charakterisierung einer Reihe von Tieren haben wir aus diesen Differenzen den Mittelwert zu bilden. Daher interessiert uns zunächst zur Charakterisierung einer bestimmten Pluteusart und einer bestimmten Sorte der Skelettstäbe die Größe

$$M_1 - M_3 |.$$

Hat man es wie hier mit zwei Paaren verschiedener Skelettstäbe (Analarmstützen und Scheitelbalken) zu tun, so wird man wegen der möglicherweise an sich verschiedenen Größe der beiden Sorten von Kalkstäben die beiden so gewonnenen absoluten Beträge nicht addieren dürfen. Um dies zu ermöglichen, bezieht man die absoluten Beträge auf den Mittelwert der Skeletteile, so daß man als Maß der Asymmetrie gewinnt

$$\frac{|M_1 - M_3|}{\frac{M_1 + M_3}{2}} + \frac{|M_2 - M_4|}{\frac{M_2 + M_4}{2}}.$$

Ist dieser Ausdruck Null, so hat man es mit einem vollkommen symmetrischen Tier zu tun. Die obere Grenze für diesen Ausdruck beträgt 4. Doch wird diese obere Grenze erst im Fall vollkommener

Einseitigkeit erreicht, wenn das eine Organ unendlich groß gegenüber dem andern ist. Würden wir also den Ausdruck durch 4 dividieren, so wäre die obere Grenze dieses Ausdrucks 1. Doch wäre dies ein asymptotischer Wert. Ein solcher Fall ist aber bei unseren Echinoideenpluteis ausgeschlossen. Wir suchen daher einen aus der Erfahrung abzuleitenden, multiplikativen Faktor, der den Ausdruck bereits im Endlichen zu 1 werden läßt, was als vollkommene Asymmetrie bezeichnet werde. Man suche also x so, daß

$$\frac{2x |M_1 - M_3|}{M_1 + M_3} \leq \frac{1}{2}.$$

Denkt man sich die Bezeichnung so gewählt, daß $M_1 > M_3$, so soll also

$$4x M_1 - 4x M_3 \leq M_1 + M_3$$

$$M_1 \leq \frac{(1 + 4x) M_3}{4x - 1}.$$

Aber aus der Tabelle der M ergibt sich, daß die stärkste Abweichung von M_1 und M_3 nur 10% des Mittelwertes beträgt, während sie sonst immer unter 5% bleibt. Nennen wir also ein Tier bereits vollkommen asymmetrisch, wenn die Abweichung mehr als 15% beträgt, so ist

$$M_1 \leq 1,15 \cdot M_3.$$

Demnach haben wir zur Bestimmung von x

$$1 + 4x = 4,6x - 1,15, *$$

d. h.

$$x \text{ angenähert gleich } 3,6.$$

Daher ist auf Grund der empirischen Daten praktisch

$$0 < \frac{7,2 |M_1 - M_3|}{M_1 + M_3} + \frac{7,2 |M_2 - M_4|}{M_2 + M_4} < 1,$$

während diese Summe an sich zwischen 0 und 14,4 liegt. Um nun einen Koeffizienten zu finden, der für den Fall der Symmetrie 1, für den Fall der Asymmetrie Null beträgt, betrachte man

$$\delta = 1 - \frac{7,2 |M_1 - M_3|}{M_1 + M_3} - \frac{7,2 |M_2 - M_4|}{M_2 + M_4}.$$

Die Resultate lauten:

| | |
|-------------------------------|-------------------|
| <i>Strongylocentrotus</i> | $\delta = 0,969$ |
| <i>Sphaerechinus</i> | $\delta = 0,877$ |
| Normale Bastarde | $\delta = 0,609$ |
| <i>Sph.</i> ♀ × <i>Str.</i> ♂ | |
| NH ₃ -Bastarde | $\delta = 0,826.$ |
| <i>Sph.</i> ♀ × <i>Str.</i> ♂ | |

Ein numerischer Vergleich der Werte von δ mit den für die apparente Symmetrie erhaltenen Zahlen ϱ ist nicht zulässig, da beide ganz verschieden definiert sind. Wohl aber interessiert die Verschiedenheit

der Reihenfolge. Man sieht, daß die Beziehungen der vier Skeletteile zueinander hinsichtlich ihrer Symmetrie ganz andere sind, als die apparente Symmetrie vermuten läßt. q verwischt ex definitione die Asymmetrie, die aus verschiedenen Längen der beiden Komponenten einer Seite entsteht, während δ ein Maß echter Symmetrie darstellt. In Fällen starker Korrelation, wo q nahe an 1 ist, kann δ sehr wohl Null sein, denn in einen Fall handelt es sich ja um Korrelation, die nichts mit den absoluten Größen, im anderen Fall um absolute Größen, die nichts mit Korrelation zu tun haben. Bei der Definition einer völligen Asymmetrie bei einer Abweichung von mehr als 15% der Mittelwerte der zusammengehörigen Organe herrscht zwischen den einzelnen Skeletteilen der *Strongylocentrotus*-Plutei völlige Symmetrie; auch bei *Sphaerechinus* ist das Pluteusskelett, trotz der geringen Symmetrie der beiden Seiten zueinander, außerordentlich symmetrisch gebaut. Bei den Bastarden dagegen finden wir nur eine schwache Symmetrie — die verhältnismäßig große apparente Symmetrie hat uns über eine starke innere Asymmetrie des Skeletts hinweggetäuscht. Schließlich sehen wir, daß unter dem Einfluß der Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite auch eine starke Annäherung an die Symmetrieverhältnisse der mütterlichen Larven eintritt — trotz der Ähnlichkeit (beinahe Identität) dieser Tiere mit den normalen Bastarden hinsichtlich des Verhaltens der beiden Skeletthälften zueinander. Um einen Begriff über die tatsächlichen Differenzen in den Längen der zueinandergehörigen Skelettstäbe zu geben, wollen wir nur erwähnen, daß bei den beiden elterlichen Pluteis die maximale Differenz (ausgedrückt in % des kleineren) bei den von uns gemessenen Tieren 20% beträgt, bei den normalen Bastarden dagegen 64,2%, und bei den Ammoniakbastarden kommt sogar eine Abweichung von 124% vor.

Über die kausalen Bedingungen für das Zustandekommen der von uns nachgewiesenen Veränderungen am Skelett von Pluteis der Bastardierung *Sphaerechinus* ♀ × *Strongylocentrotus* ♂ können wir vorläufig keine Deutung geben. Doch scheint aus den Befunden hervorzugehen, daß diese Bedingungen nicht in quantitativen, sondern in qualitativen Veränderungen der Chromosomenkombination oder den veränderten Beziehungen zwischen Chromosomen und Protoplasma zu suchen sind. Dies dürfte durch folgende Tatsachen bewiesen sein: Die Streuung der Längen aller Skeletteile nimmt bei den normalen Bastarden wie bei den Ammoniakbastarden in genau gleicher Weise gegenüber den elterlichen Larven zu, bei beiden ist die Streuung der Analarmsstützen doppelt so stark wie die der analen Scheitelbalken. Die apparente Symmetrie ist bei den normalen Bastarden und den Ammoniakbastarden von der gleichen Größenordnung. In diesen zwei Befunden unter-

scheiden sich die beiden Bastardzuchten in gleicher Weise von den elterlichen Larven. Dem Zustandekommen dieser Veränderungen müssen die gleichen Bedingungen zugrunde liegen. Daher scheint der Schluß gerechtfertigt, daß die Verdoppelung der mütterlichen Chromosomenzahl bzw. die Veränderung des Verhältnisses der Ei- und Spermakernmenge bei den Ammoniakbastarden für das veränderte Aussehen des Pluteusskeletts in obigen Merkmalen keine Bedeutung hat. Die Ursache bei beiden Bastardarten ist vielmehr in der durch die Bastardierung selbst gegebenen neuen Kombination der Erbeinheiten oder in einer veränderten Wirkung der Chromosomen von *Strongylocentrotus* in dem *Sphaerechinus*-Plasma zu suchen. Mit dieser Deutung stimmt auch die verschiedene Veränderung der tatsächlichen Symmetrie bei den beiden Bastardzuchten überein. Die normalen Bastardlarven zeigen infolge der Bastardierung die stärkste Asymmetrie, während die Ammoniakbastarde sich hier wie in anderen Merkmalen den Verhältnissen des mütterlichen Skeletts schon wesentlich genähert haben. Danach wäre auch die starke Asymmetrie der Ammoniakbastarde hinsichtlich der Anzahl der Querverbindungen an den beiden Analarmstützen auf die Bastardierung und nicht auf die Ursachen der Verschiebung der Vererbungsrichtung zurückzuführen. Für zwei Feststellungen bleiben freilich auch hiernach die ursächlichen Bedingungen vorläufig unklar: Einmal für die (freilich nicht sehr wesentliche) Erhöhung der Korrelation zwischen den Längen der Analarmstützen bei den Ammoniakbastarden über das Maß beider elterlichen Formen hinaus und weiter für das Auftreten einer deutlich positiven Korrelation bei allen vier Kombinationsmöglichkeiten von Analarmstützen und Scheitelbalken bei den normalen Bastardlarven gegenüber denen der anderen Pluteusarten, bei denen kaum eine Korrelation nachzuweisen ist.

V. Zusammenfassung.

Das Kalkskelett der Plutei von *Strongylocentrotus lividus*, *Sphaerechinus granularis*, den Bastarden *Sphaerechinus gran.* ♀ × *Strongylocentrotus liv.* ♂ und Bastarden dieser Kreuzung mit Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite (Ammoniakbastarde) wurde auf die Korrelation zwischen den Längen der einzelnen Skeletteile und auf die Symmetrieverhältnisse der beiden Skelethälften und des Gesamtskelettes untersucht. Dabei konnte festgestellt werden:

1. Die Korrelation zwischen der Anzahl der Querverbindungen an linker und rechter Analarmstütze beträgt bei *Sphaerechinus* $0,595 \pm 0,003$, bei den Ammoniakbastarden nur $0,452 \pm 0,004$, ist demnach bei den letzteren schwächer. Die *Sphaerechinus*-Plutei sind also hinsichtlich dieses Merkmals symmetrischer.

2. Die graphische Darstellung der Differenz zwischen der Anzahl der Querverbindungen an den beiden Analarmstützen zeigt für *Sphaerechinus* ein hohes Maß von Symmetrie, für die Ammoniakbastarde in einer mehrgipfligen Kurve eine starke Asymmetrie. Die Bastarde zeigen außerdem in diesem Merkmal eine viel stärkere Variation als die mütterlichen Larven.

3. Die Berechnung der Korrelationskoeffizienten ergibt für die Analarmstützen bzw. Scheitelbalken untereinander eine starke Korrelation, dagegen für Analarmstützen zu Scheitelbalken eine schwache. Für die Längen der beiden analen Scheitelbalken bei *Strongylocentrotus* bekommt man einen starken Zusammenhang (0,875), bei *Sphaerechinus* einen verhältnismäßig schwachen (0,434), die Bastarde stehen zwischen den Eltern, dem Vater näher als der Mutter (0,76 und 0,696). Zwischen den Längen der Analarmstützen besteht bei *Strongylocentrotus* wieder eine starke Korrelation (0,722), doch ist sie hier auch bei *Sphaerechinus* nicht viel geringer (0,685). Bei den Bastarden ist die Korrelation von der gleichen Größenordnung wie bei *Sphaerechinus* (0,668) bei den Ammoniakbastarden ist sie etwas größer als bei beiden Eltern (0,756). Die vier Korrelationskoeffizienten zwischen Analarmstützen und Scheitelbalken ergaben für *Strongylocentrotus*, *Sphaerechinus* und die Ammoniakbastarde sehr nahe an 0 liegende Werte, für die normalen Bastarde dagegen wurde eine zwar schwache, aber deutliche Korrelation nachgewiesen (0,29 bis 0,35).

4. Vergleicht man die apparente Symmetrie von linker und rechter Skeletthälfte zueinander bei den verschiedenen Pluteusarten, so erhält man folgende Korrelationskoeffizienten [wobei völlige Symmetrie = 1, völlig zufälliges Verhalten (Asymmetrie) = 0 ist]: *Strongylocentrotus* $\varrho = 0,806$; *Sphaerechinus* $\varrho = 0,469$; Bastarde $\varrho = 0,704$; Ammoniakbastarde $\varrho = 0,766$. Die *Sphaerechinus*-Plutei erscheinen danach verhältnismäßig asymmetrisch, die Bastardlarven nicht viel weniger symmetrisch als die *Strongylocentrotus*-Plutei.

5. Die Untersuchung der tatsächlichen Symmetrieverhältnisse aller vier Skeletteile zueinander ergibt folgende Zahlen [völlige Symmetrie = 1, völlig zufälliges Verhalten (Asymmetrie) = 0; dabei ist völlige Asymmetrie definiert als eine Abweichung von mehr als 15% der Mittelwerte der Längen der zueinander gehörenden Skeletteile voneinander, reduziert auf die Mittelwerte beider Seiten]: *Strongylocentrotus* 0,967; *Sphaerechinus* 0,832; Bastarde 0,456; Ammoniakbastarde 0,763. Die Bastarde sind also im Vergleich zu den elterlichen Tieren sehr asymmetrisch, während sich die Ammoniakbastarde wieder den elterlichen Symmetrieverhältnissen nähern.

6. Die Streuung der einzelnen Skelettstäbe hinsichtlich ihrer Länge ist bei den Bastarden und den Ammoniakbastarden in gleicher Weise

gegenüber den elterlichen Tieren bedeutend erhöht; sie ist bei den Analarmstützen mehr gestiegen als beiden analen Scheitelbalken.

7. Die Ursachen für die Veränderungen am Skelett der in dieser Arbeit untersuchten normalen wie der Ammoniakbastarde sind im wesentlichen in den durch die Bastardierung gegebenen qualitativen Veränderungen des Chromosomenbestands oder der Kern-Plasmabeziehungen zu suchen.

Heidelberg, Juni 1923.

Literatur.

- Czuber, E.: Statistische Forschungsmethoden. Wien 1921. — E. J. Gumbel: Über die bei Funktionen von Variablen auftretende Korrelation. Zeitschr. f. angew. Mathematik u. Mechanik Bd. 3. 1923. — Herbst, C.: Vererbungsstudien I–III. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 21. 1906. — Ders.: Vererbungsstudien IV. Ebenda Bd. 22. 1906. — Ders.: Vererbungsstudien V. Ebenda Bd. 24. 1907. — Ders.: Vererbungsstudien VI. Ebenda Bd. 27. 1909. — Ders.: Vererbungsstudien VII. Ebenda Bd. 34. 1911. — Ders.: Vererbungsstudien VIII/IX. Sitzungsber. d. Heidelberg. Akad. d. Wiss., Mathem.-naturw. Kl., Abtlg. B. 1913. — Ders.: Vererbungsstudien X. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 39. 1914. — Hinderer, Th.: Über die Verschiebung der Vererbungsrichtung unter dem Einfluß von Kohlensäure. Ebenda Bd. 38. 1914. — Johannsen, W.: Elemente der exakten Erblchkeitslehre. 2. Aufl. Jena 1913. — Köhler, O.: Über die Ursachen der Variabilität bei Gattungsbastarden von Echiniden. Zeitschr. f. induct. Abstammungs- u. Vererbungslehre Bd. 15. 1915/16. — Landauer, W.: Untersuchungen über die Verschiebung der Vererbungsrichtung bei Echinodermen-Bastardlarven unter dem Einfluß von Ammoniak. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 52. 1922.

Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation I.

Von

Richard Goldschmidt (Berlin-Dahlem)

unter Mitarbeit von Dr. J. Seiler und Dr. H. Poppelbaum.

Mit 154 Textabbildungen und Tafel I—V.

(Eingegangen am 6. August 1923.)

Inhaltsübersicht.

| | Seite |
|--|-------|
| Einleitung | 93 |
| 1. Der Ausgangsversuch | 95 |
| a) Die Rassencharaktere | 96 |
| b) Die F_1 -Generation | 99 |
| c) Die F_2 -Generation | 100 |
| d) Die Rückkreuzungen | 103 |
| 2. Die geographischen Formen der <i>Lymantria dispar</i> | 107 |
| a) Die europäischen Rassen | 108 |
| A. Die reinen dunklen Mitteleuropäer | 108 |
| B. Die nichtreinen Mitteleuropäer | 112 |
| C. Die Süd- und Osteuropäer | 125 |
| b) Die japanischen Rassen | 129 |
| A. Allgemeines über die helle Zeichnung | 129 |
| B. Die Südjanaper | 135 |
| C. Die Mitteljanaper | 141 |
| D. Die Rasse Hokkaido | 163 |
| c) Zusammenfassendes | 169 |
| 3. Die Kreuzungen | 170 |
| a) Erste Serie | 171 |
| A. Kreuzungen der Rassen Berlin und Kumamoto | 171 |
| α) Die F_1 -Generation | 171 |
| β) Die F_2 -Generation | 172 |
| γ) Die Rückkreuzungen | 176 |
| B. Kreuzungen der Rassen Berlin und Ogi | 179 |
| α) Die F_1 -Generation | 179 |
| β) Die F_2 -Generation | 187 |
| γ) Die Rückkreuzungen | 188 |
| b) Zweite Serie | 191 |
| A. Kreuzungen der Rassen Fiume und Kumamoto | 191 |
| α) Die F_1 -Generation | 191 |
| β) Die F_2 -Generation | 191 |
| γ) Die Rückkreuzungen | 194 |
| B. Kreuzungen der Rassen Fiume und Gifu | 198 |
| α) Die F_1 -Generation | 198 |
| β) Die F_2 -Generation | 206 |
| γ) Die Rückkreuzungen | 208 |

| | Seite |
|--|-------|
| c) Dritte Serie | 209 |
| A. Kreuzungen der Rassen Schneidemühl und Kumamoto | 209 |
| B. Kreuzungen der Rassen Schneidemühl und Kyoto | 215 |
| C. Kreuzungen der Rassen Schneidemühl und Fukuoka | 216 |
| D. Kreuzungen der Rassen Schneidemühl und Ogi | 217 |
| E. Kreuzungen der Rassen Schneidemühl und Hokkaido | 220 |
| F. Kreuzungen heterozygoter Berliner mit der Rasse Gifu | 221 |
| d) Vierte Serie | 224 |
| A. Kreuzungen der Rassen Massachusetts und Hokkaido | 224 |
| B. Kreuzungen der Rassen Massachusetts und Gifu | 224 |
| C. Kreuzungen der Rassen Massachusetts und Ogi | 225 |
| D. Kreuzungen der Rassen Fiume und Aomori | 225 |
| E. Kreuzungen der Rassen Fiume und Stuttgart | 226 |
| F. Kreuzungen mit der Aomorirasse | 227 |
| e) Fünfte Serie | 227 |
| A. Kreuzungen der Rassen Kumamoto und Hokkaido | 228 |
| B. Kreuzungen der Rassen Kumamoto mit Gifu und Ogi | 230 |
| C. Kreuzungen der Rassen Hokkaido und Ogi | 241 |
| 4. Analyse | 242 |
| A. Der Faktor A, entwicklungsphysiologisch betrachtet | 242 |
| B. Der multiple Allelomorphismus | 247 |
| C. Geschlechtsgebundene Vererbung | 250 |
| D. Der »Modifikationsfaktor« T | 251 |
| E. Der mögliche Einfluß der plasmatischen Umgebung des Gens auf seine Wirkung. | 256 |
| F. Vergleich von D und E | 271 |
| 5. Einiges Material über Entwicklungsgeschwindigkeiten | 278 |
| A. Die Entwicklungsgeschwindigkeiten vom Ausschlüpfen des Räu- chens bis zum Falter | 278 |
| a) Die reinen Rassen | 279 |
| b) Die F ₁ -Bastarde | 284 |
| c) F ₂ - und Rückkreuzungen | 286 |
| B. Die Überwinterungszeit | 288 |
| C. Die Flügelgröße | 299 |
| 6. Schlußbemerkung | 303 |
| 7. Anhang: Tabellen | 303 |
| Tafelerklärung | 336 |

Einleitung.

In den Jahren 1910 und 1911 beobachtete ich an den Bastard-
zuchten des Schwammspinners *Lymantria dispar* L. und seiner japa-
nischen Varietät *japonica* eigenartige Zeichnungsverhältnisse der Rau-
pen, die sich nach dem damaligen Stand der Kenntnisse kurz als Domi-
nanzwechsel bezeichnen ließen. Da es sich um Larven handelte, deren
Charaktere somit entwicklungsgeschichtlich betrachtet werden können,
schien mir hier ein Objekt gegeben zu sein, mendelistische Untersuchung
mit entwicklungsphysiologischer zu kombinieren, ein Wunsch, der mich
bei meinen Vererbungsstudien vom ersten Tage an leitete, da ich mir
nur auf diesem Wege einen Fortschritt der Vererbungslehre über die
Erforschung des Mendelschen Mechanismus hinaus vorstellen konnte.

Das betrachtete Phänomen wurde deshalb in den Jahren 1912 und 1913 zusammen mit meinem damaligen Mitarbeiter *H. Poppelbaum* an dem mir zur Verfügung stehenden Material genau untersucht. Die Ergebnisse waren höchst eigenartig, indem sie deutlich auf einen Anteil des Protoplasmas an der Vererbung hinzuweisen schienen. Da es sich nun um Kreuzung geographischer Rassen handelte, so schien mir hier ein Problem vorzuliegen, das weit über den Rahmen eines einfachen Vererbungsexperimentes hinaus Aussichten auf Lösung der Fragen geographischer Variabilität und damit einer Grundlage der Artbildung eröffnete. Gleichzeitig gemachte Beobachtungen über die Erzeugung von Intersexualität bei Kreuzung der gleichen geographischen Rassen sowie weitere Beobachtungen über Raupencharaktere an Zuchten anderer Herkunft brachten mich nun auf den Gedanken, daß es in verschiedenen Regionen Japans verschiedene Rassen geben müsse, deren Analyse von entscheidender Bedeutung sein müsse. Dies war auch der Grund, weshalb ich mich zur Erforschung solcher Rassen 1914 nach Japan begab, und zwar erschien mir der Teil der Arbeit, der sich auf das Problem der geographischen Variation bezog, als der wichtigere. Meine Erwartungen wurden in der Tat durch Auffinden vieler Rassen erfüllt und mit umfangreichen Versuchsserien zum genannten Problem begonnen. Es zeigte sich aber bald, daß die mit dem gleichen Material ausgeführten Versuche über Intersexualität so interessant wurden, daß ihre Ausarbeitung in den Vordergrund trat. So wurden nun in den folgenden Jahren die Raupenarbeiten zwar während der eigentlichen Züchterarbeit in den Vordergrund gestellt, aber die aus diesen Raupen erhaltenen Schmetterlinge, die das Material der Intersexualitätsexperimente darstellten, traten dann bei der morphologischen und gedanklichen Bearbeitung so in den Vordergrund, daß im Laufe der Jahre ein ungeheures an Hunderttausenden von Raupen gewonnenes Material zur genannten Frage aufgestapelt, aber nicht genau verarbeitet wurde. Zum Teil war auch daran schuld, daß die Raupenarbeiten mancherlei Schwierigkeiten begegneten. So wurden oft Versuche, besonders wichtige Selektionsexperimente, durch Krankheiten ausgetilgt. Dann wieder starben zu weiteren Versuchen benötigte reine Rassen aus und schließlich wuchsen, wie immer, mit fortschreitender Kenntnis auch die ungelösten Fragen, die zum Teil Versuche nach neuem Plan erforderten. So sind wir, trotz sehr vieler Mühe, noch nicht so weit sagen zu können, daß die in Angriff genommenen Probleme wirklich gelöst sind. Da aber nach den bisherigen Erfahrungen dazu noch viele Jahre nötig sein werden, falls äußere Umstände überhaupt die Fortführung der Versuche erlauben, so soll jetzt wenigstens der Teil der Ergebnisse, der bereits eine Darstellung erlaubt, mitgeteilt werden. Einiges daraus habe ich bereits 1915 im Bussey-Institute, Boston, in

Gegenwart einiger der führenden amerikanischen Vererbungsforscher vorgetragen, aber nicht veröffentlicht. Einen anderen Teil, der sich ausschließlich auf den multiplen Allelomorphismus bezieht, habe ich auszugsweise bereits in zwei früheren Arbeiten mitgeteilt¹⁾.

Da die Untersuchungen mit statistischen Aufnahmen von Klassenvarianten arbeiten, so spielt der persönliche Fehler natürlich eine große Rolle, ebenso wie eventuelle Einwirkungen äußerer Bedingungen. Deshalb müssen die folgenden Mitteilungen zugefügt werden: Bis 1913 wurden die Versuche im Zoologischen Institut München ausgeführt und die Statistik von *H. Poppelbaum* unter meiner Leitung aufgenommen. Die Zuchten 1914 waren teils in München, wo Dr. *Seiler* die Aufnahmen machte, teils in Tokyo, wo ich arbeitete. 1915 bis 1919 wurde eine Serie von Versuchen von Dr. *Seiler* in Berlin aufgenommen, eine andere Serie von mir in Amerika, und zwar 1915 in Boston und 1916—17 in Woods Hole. Seit 1919 ist wieder alles in Berlin von mir aufgenommen.

Da das Material der Arbeit im Wesentlichen lebende Individuen in verschiedenen Entwicklungsstufen sind, die nicht aufbewahrt werden können, und da wohl kaum bisher das Problem der geographischen Variation in dieser Weise in Angriff genommen wurde, schien die Veröffentlichung zahlreicher photographischer Belege wünschenswert. Daß dies trotz der Nöte der Zeit möglich ist, verdanke ich dem großzügigen Entgegenkommen der Verlagsbuchhandlung Julius Springer.

1. Der Ausgangsversuch.

Zunächst sei der Ausgangsversuch von 1912/13 besprochen, der bereits mit einer Zahl von mehreren Tausend Raupen ausgeführt ist. Über die biologischen Verhältnisse, deren Kenntnis notwendig ist, seien nur ein paar kurze Notizen vorausgeschickt. Weitere Einzelheiten sind in späteren Abschnitten zu finden. Die Eier des Schwammspinners werden im Sommer gelegt. Innerhalb einiger Wochen entwickelt sich darin das Räupchen, das aber erst im folgenden Frühjahr zu einer Zeit schlüpft, die einesteils durch die Temperatur, anderenteils durch Erbcharaktere bedingt ist (s. später). Das junge Räupchen zeigt noch wenig deutliche Zeichnungselemente (Abb. 1 Taf. I). Wenn es sich der Zeit der 1. Häutung nähert (nach etwa einer Woche) beginnen aber bereits helle Zeichnungselemente auf dem dunkeln Grund durchzuschimmern. Abb. 2, 2a, 2b Taf. I zeigen ein solches Stadium der europäischen Rasse, des Bastards und der japanischen Rasse. Die Zeichnung ist aber in diesem Stadium etwas verwaschen und schlecht

¹⁾ A preliminary report on some genetic experiments concerning evolution. *Americ. Natur.* 52. 1918.

Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung. *Rouzs* Vortr. u. Aufs. üb. Entwicklungsmech. 24. 1920.

zu analysieren und wurde daher in allen weiteren Untersuchungen nicht berücksichtigt. Erst nach der ersten Häutung tritt die charakteristische Zeichnung der Rassen zutage. Im ganzen werden dann teils vier, teils fünf Häutungen zurückgelegt, worüber später Einzelheiten mitgeteilt werden. Nach jeder Häutung ändert sich die Gestalt des Kopfes und gewisse Struktur- und Zeichnungselemente, was für alle Rassen gleichmäßig gilt. Nach der 2. Häutung wird der Kopf viel breiter und die dahinter liegenden behaarten Warzen treten stärker hervor. Nach der 3. Häutung ändert sich wieder die Kopfform, die Seiten der Segmente werden marmoriert und meist sondern sich auf dem Rücken die vorderen blauen von den hinteren roten Warzenpaaren. Nach der 4. Häutung tritt dann neben der Veränderung der Kopfform noch eine starke Marmorierung des Körpers ein. Wo eine 5. Häutung stattfindet, sind die Unterschiede, außer in der Größe, gering. Ursprünglich glaubten wir daher, daß stets 5 Häutungen stattfinden. Spätere genauere Untersuchungen zeigten, daß das nicht der Fall ist.

a) Die Rassencharaktere.

Zu dem Versuch wurde eine deutsche aus Schlesien stammende *dispar*-Rasse und eine japanische von einem Händler importierte Rasse, deren genaue Herkunft innerhalb Japans nicht bekannt ist, benutzt. Der genannte Unterschied der beiden Rassen ist der, daß die japanische Rasse eine schön leuchtend gelbe Fleckenzeichnung der Rückenlinie der Segmente besitzt, die deutsche Rasse aber nicht, wie ein Blick auf Abb. 3—6 Taf. I (*dispar*) und 3b—6b zeigt (*japonica*). Auf diese Rückenzeichnung konzentriert sich nun unser Augenmerk. In ihr tritt am meisten hervor der große helle Fleck auf dem 3. Thorakalsegment. Auf den folgenden Segmenten findet sich ebenfalls, wenn wir von den Seiten- und Mittelwarzen absehen, eine helle Zeichnung, die sehr charakteristisch ist und uns später noch beschäftigen wird. Es zeigte sich, daß diese Zeichnung im großen ganzen mit dem Fleck auf dem 3. Thorakalsegment korreliert vererbt wird, so daß das Erbverhalten dieses Fleckes allein als charakteristisch für die Vererbung der übrigen Zeichnungselemente betrachtet werden kann. Auch über diesen Punkt werden wir später mehr hören.

In den Bastarden finden sich nun verschiedene Zwischenstufen in der Ausdehnung dieses Thorakalfleckes, so daß wir eine vollständige Serie erhalten können von seiner vollen Ausbildung bis zu seinem völligen Fehlen bzw. seiner Reduktion zu einer feinen Rückenlinie. Diese Serie wurde nun in Klassen eingeteilt und die starke Ausbildung des Fleckes wie in Abb. 3b als Klasse VII bezeichnet, sein Fehlen wie in Abb. 3 als Klasse I und die Zwischenstufen als Klasse II—VI. Das Schema Textabb. 1 gibt diese Klasseneinteilung wieder. Natürlich

fügen sich nun diese Objekte nicht genau diesen Klassen ein. Für jedes Individuum wurde also geschätzt, welcher Klasse es nach dem relativen Maße der hellen Teile auf dem dunkeln Segment zuzurechnen ist. In späteren Jahren nahmen wir noch mehrere Unterteilungen vor, die besonders protokolliert wurden. Es zeigte sich dabei, daß im wesentlichen diese erste Klasseneinteilung das Richtige getroffen hatte.

Betrachten wir nun die Charaktere der reinen Rassen. Da ist zunächst über die deutsche *dispar* nicht viel zu sagen. Der Thorakalfleck fehlt, wir haben also stets Klasse I und dies ändert sich nicht im Laufe der Häutungen, wie ja die Abb. 3—6 zeigen. Es sei aber darauf hingewiesen, was für die spätere theoretische Betrachtung von Bedeutung ist, daß das Räupchen vor der 1. Häutung (Abb. 2) an der betreffenden Stelle etwas von heller Zeichnung besitzt. Von der fraglichen deutschen Rasse waren nur zwei Generationen rein gezogen worden. Da aber die Klasse I den Typus der reinen Rezessiven darstellt,

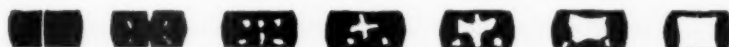


Abb. 1.

so muß die Form in dem betreffenden Charakter rein gewesen sein. Sämtliche Individuen waren gleichmäßig Klasse I.

Die *japonica*-Zucht, deren Herkunft in Japan nicht bekannt ist und deshalb als *japonica* X bezeichnet wurde, ist mehrere Inzuchtgenerationen (Bruder-Schwester-Zucht) hindurch verfolgt worden, und zwar wurde sie 1913 zum ersten Male statistisch aufgenommen. Folgendes sind die Daten für den Thorakalfleck.

(Wir werden im folgenden die Tabellen im Text stets in Prozentzahlen umgerechnet geben, da dies einen leichteren Überblick erlaubt. Wir halten es nicht für nötig, alle absoluten Zahlen dazu mitzuteilen, tun dies vielmehr nur für diesen Ausgangsversuch und den oder jenen weiteren Versuch im Anhang. Die Originalprotokolle bleiben zu eventueller Konsultation aufbewahrt.)

1. 2. Inzuchtgeneration. T. 15, 1913 (s. Anhang Tab. I).

| Nach der | Zeichnungsklassen | | | | | | |
|------------------|-------------------|----|-----|----|----|----|-----|
| | I | II | III | IV | V | VI | VII |
| 1. Häutung . . . | — | — | — | — | — | 14 | 86 |
| 2. „ . . . | — | — | — | — | — | 14 | 86 |
| 3. „ . . . | — | — | — | — | — | 21 | 79 |
| 4. „ . . . | — | — | — | 4 | 8 | 55 | 33 |
| 5. „ . . . | — | 4 | 2 | 6 | 20 | 64 | 4 |

In allen folgenden Tabellen werden die Überschriften verkürzt und nur links die Häutungszahlen arabisch, oben die Klassen römisch bezeichnet.

2. 3. Inzuchtgeneration Ue 1914 (s. Anhang Tab. 1).

| | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|----|---|----|-----|-----|------|------|------|
| 1. | — | — | — | — | 5 | 32 | 63 |
| 2. | — | — | — | — | 4,2 | 37,1 | 58,7 |
| 3. | — | — | — | — | 7,3 | 40,6 | 52,1 |
| 4. | — | — | — | 1 | 15,8 | 54,7 | 28,5 |
| 5. | — | — | 1,1 | 5,5 | 25,8 | 52,7 | 14,9 |

Zu dieser Tabelle ist zu bemerken, daß sie von einem anderen Beobachter aufgenommen wurde wie die vorhergehende. Der Unterschied, der darin besteht, daß einige Individuen der ersten Stadien hier schon in Klasse V rubriziert wurden, dürfte darauf zurückzuführen sein.

3. 4. Inzuchtgeneration. VB 3, 1915 (s. Anhang Tab. 1).

| | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|----|---|----|-----|------|-------|-------|-------|
| 1. | — | — | — | — | 1,28 | 53,89 | 45,51 |
| 2. | — | — | — | — | 1,29 | 33,77 | 64,93 |
| 3. | — | — | — | — | 4 | 48 | 48 |
| 4. | — | — | — | — | 7,84 | 65,68 | 26,47 |
| 5. | — | — | — | 6,89 | 43,67 | 42,52 | 6,89 |

Zu dieser Tabelle ist im Protokoll bemerkt, daß Klassen VI und VII bei den jungen Raupen schwer zu unterscheiden sind. Daher auch der Gegensatz im Resultat nach der 1. und 2. Häutung.

Die Raupenfärbung der Rasse *japonica* X kann nach diesen Resultaten so charakterisiert werden, daß die jungen Raupen sehr hell sind, mit einer leichten Fluktuation nach der dunkeln Seite, und daß nach der 4. Häutung ein Teil der Raupen hell bleibt, andere sich etwas verdunkeln, so daß die Population sich als Ganzes etwas nach der Minusseite verschiebt. Was diese Verdunkelung physiologisch wie genetisch bedeutet, wird später genau zu erörtern sein. Hier sei nur zugefügt, daß das beschriebene Verhalten für alle mitteljapanischen Rassen charakteristisch ist, und daß tatsächlich die Rasse *japonica* X auch in den Intersexualitätsexperimenten sich wie eine solche verhält. In den Abbildungen gehört Abb. 3b Klasse VII an, 4b und 5b stehen zwischen VI und VII, 6b ist ein Plusindividuum, das hier auch mit VII gerechnet wurde; in den späteren Versuchen wurde dann die Klasseneinteilung nach rechts erweitert.

b) Die F_1 -Generation.

Bei den F_1 -Bastarden werden, wie schon erwähnt, die dazwischen liegenden Färbungsklassen gefunden, die dann nach dem Schema Textabb. I klassifiziert werden. Im einzelnen ist der Vorgang der Verkleinerung, Einengung des Thorakalfleckes bei den Bastarden ein streng gesetzmäßiger. Wir werden ihn später für verschiedene Rassen und ihre Bastarde genau studieren.

In Abb. 2a, 3a, 5a, 6a Taf. I sind etwa Mittelwertsindividuen unserer Bastarde abgebildet, und zwar wurde Abb. 3a als Klasse V, 4a und 5a als Klasse IV und 6a als Klasse I registriert. Folgendes sind nun die Ergebnisse der Statistik für die reziproken F_1 -Zuchten in Prozentzahlen; die absoluten Zahlen finden sich im Anhang Tabelle 2.

1. *Dispar* ♀ × *japonica* ♂. Dd 1912.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|----|----|----|-----|----|----|----|-----|
| 1. | 15 | 15 | 23 | 32 | 14 | 1 | — |
| 2. | 28 | 5 | 6 | 30 | 24 | 7 | — |
| 3. | 27 | 6 | 10 | 38 | 15 | 4 | — |
| 4. | 43 | 27 | 18 | 11 | 1 | — | — |
| 5. | 89 | 8 | 3 | — | — | — | — |

2. *Japonica* ♀ × *dispar* ♂. Dh 1912.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|----|----|----|-----|----|----|----|-----|
| 1. | — | — | 4 | 30 | 50 | 16 | — |
| 2. | — | — | 2 | 38 | 51 | 9 | — |
| 3. | — | 4 | 13 | 40 | 36 | 7 | — |
| 4. | 40 | 24 | 24 | 8 | 3 | 1 | — |
| 5. | 64 | 26 | 10 | — | — | — | — |

Die Tabellen zeigen folgendes: Nach der 1. Häutung zeigen die Bastarde eine beträchtliche Variation und die reziproken Bastarde sind verschieden. Sie sind deutlich matrokin, da der Mittelwert wie die Variationsbreite bei der Kreuzung mit der *japonica*-Mutter viel mehr nach der Plusseite liegt wie bei der Kreuzung mit der *dispar*-Mutter. Nach der 1. Häutung ändert sich nichts, weshalb ich auch in den späteren Versuchen die 1. Häutung nicht mehr aufnahm. Bei der ersten Kreuzung scheint allerdings eine Verschiebung in den ersten Klassen nach links stattgefunden zu haben. Dies ist wohl aber auf eine Unvollkommenheit der Statistik zurückzuführen. Klasse I—III geht so kontinuierlich ineinander über, daß Willkürlichkeit bei der Einordnung nicht zu vermeiden ist. Tatsächlich habe ich später oft Klasse I—III gemeinsam registrieren müssen. Mit der 3. Häutung beginnt dann in

beiden Kreuzungen die Verschiebung der Zeichnung nach der dunkeln Seite, die sich mit der 4. und 5. Häutung steigert, so daß schließlich sämtliche Raupen dunkel sind, wobei aber die Matroklinie immer noch deutlich bleibt. Dies ist der Dominanzwechsel, dessen frühere Beobachtung uns veranlaßt hatte, die genauere statistische Untersuchung auszuführen. In Textabb. 2 ist das Resultat nochmals für die 1. und

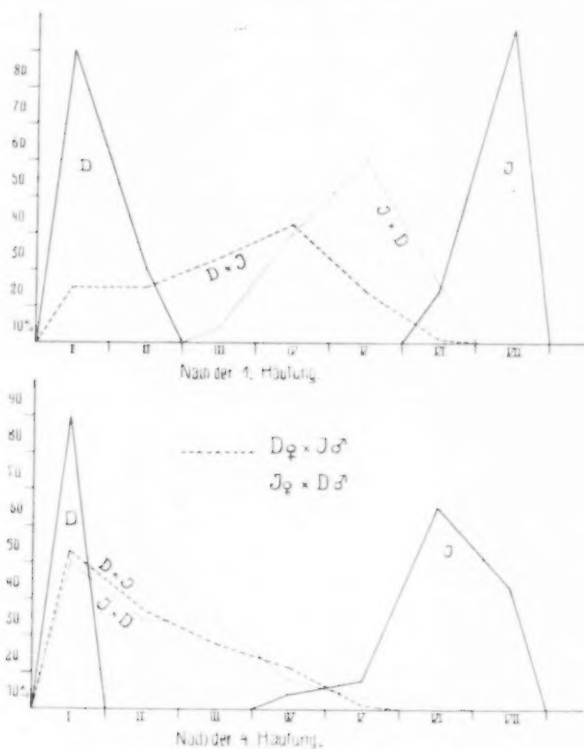


Abb. 2.

4. Häutung wiedergegeben. Die 5. Häutung wurde deshalb nicht genommen, weil sie aus den früher genannten Gründen nicht ganz einwandfrei ist.

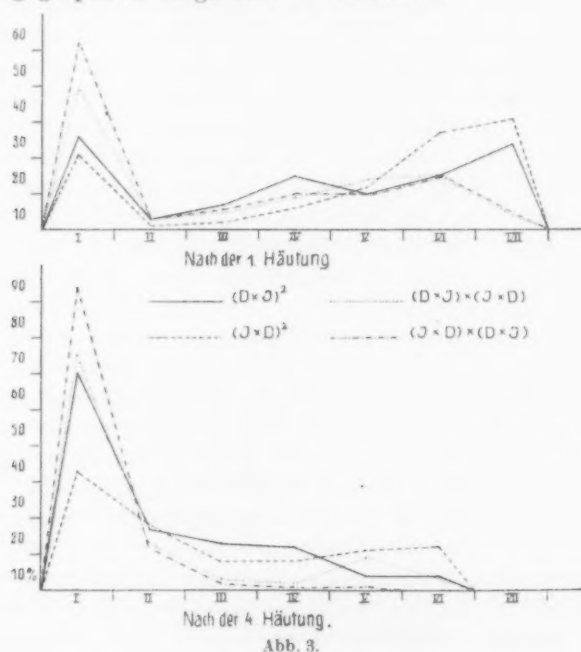
c) Die F_2 -Generation.

Aus der beschriebenen F_1 wurde die F_2 -Generation erhalten, und zwar in reziproken wie in doppelreziproken Kreuzungen, also: $(D \times J)^2$, $(J \times D)^2$, $(D \times J) \times (J \times D)$ und $(J \times D) \times (D \times J)$. Folgendes sind wieder die Resultate, und zwar haben wir um den Vergleich zu erleichtern, immer die vier F_2 -Kombinationen häutungsweise zusammengestellt.

F₂-Zuchten T₈, T₆, T₄, T₁₇ 1913.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|------------------------------------|----|----|-----|----|----|----|-----|
| Nach der 1. Häutung | | | | | | | |
| $(D \times J)^2$ | 26 | 3 | 7 | 15 | 10 | 15 | 24 |
| $(D \times J) \times (J \times D)$ | 52 | 3 | 6 | 10 | 10 | 15 | 4 |
| $(J \times D) \times (D \times J)$ | 49 | 3 | 5 | 10 | 14 | 15 | 4 |
| $(J \times D)^2$ | 21 | 1 | 2 | 6 | 12 | 27 | 31 |
| Nach der 2. Häutung | | | | | | | |
| $(D \times J)^2$ | 23 | 6 | 6 | 15 | 20 | 18 | 12 |
| $(D \times J) \times (J \times D)$ | 55 | 6 | 7 | 11 | 9 | 11 | 1 |
| $(J \times D) \times (D \times J)$ | 52 | 2 | 2 | 11 | 13 | 17 | 4 |
| $(J \times D)^2$ | 23 | 0 | 2 | 8 | 19 | 34 | 14 |
| Nach der 3. Häutung | | | | | | | |
| $(D \times J)^2$ | 28 | 14 | 13 | 13 | 15 | 17 | — |
| $(D \times J) \times (J \times D)$ | 61 | 15 | 12 | 9 | 3 | — | — |
| $(J \times D) \times (D \times J)$ | 52 | 6 | 11 | 7 | 11 | 13 | — |
| $(J \times D)^2$ | 23 | 2 | 8 | 13 | 26 | 26 | 2 |
| Nach der 4. Häutung | | | | | | | |
| $(D \times J)^2$ | 60 | 17 | 8 | 7 | 4 | 4 | — |
| $(D \times J) \times (J \times D)$ | 84 | 12 | 2 | 1 | 1 | — | — |
| $(J \times D) \times (D \times J)$ | 70 | 13 | 3 | 2 | 9 | 3 | — |
| $(J \times D)^2$ | 43 | 18 | 8 | 8 | 11 | 12 | — |

Die absoluten Zahlen finden sich wieder im Anhang Tabelle 3. Zur leichteren Orientierung ist das Ergebnis wieder für die 1. und 4. Häutung graphisch dargestellt in Textabb. 3.



Auf den ersten Blick erkennt man nun, daß hier ein höchst bemerkenswertes Resultat vorliegt, das es begreiflich erscheinen läßt, wenn wir seitdem so viele Mühe auf seine weitere Erforschung verwandten. Betrachten wir zunächst die einfachen F_2 -Zuchten, also $(D \times J)^2$ und $(J \times D)^2$. Da sehen wir nun sofort, daß die Charaktere hell-dunkel ein einfaches mendelndes Merkmalpaar sind, da eine Spaltung 1 : 2 : 1 vorliegt. Die Zucht $(D \times J)^2$ zeigt nach der 1. Häutung ja genau 26% *dispar* ähnliche Individuen in Klasse I, 24% *japonica* ähnliche in Klasse VII und 50% intermediäre in den zwischenliegenden Klassen. Die zugehörige dreigipflige Kurve in Textabb. 3 erweist sich ja ohne weiteres als das Kombinationsprodukt der drei Kurven für D, J und $D \times J$ in Textabb. 2. Auch die Kreuzung $(J \times D)^2$ zeigt das gleiche, wenn auch die Zahlen nicht so ideal stimmen wie im andern Falle. Da aber auch alle späteren Untersuchungen das gleiche ergaben, so können wir für alle weiteren Erörterungen als sicher gegeben annehmen, daß es sich nur um ein einziges Paar mendelnder Faktoren handelt. Dies gilt zunächst nur für den Zustand nach der 1. Häutung.

Im Rahmen dieser einfachen Spaltung bemerken wir nun ein wichtiges Phänomen. Wenn wir zunächst von den 25% reinen Rezessiven (Klasse I) absehen, so sind die übrigen mittleren und hellen Individuen in den reziproken Kreuzungen verschieden über die Klassen verteilt, und zwar zeigt die Tabelle wie die Kurve, daß die Kreuzung mit *japonica* in der mütterlichen Linie nämlich $(J + D)^2$ heller ist, wie die mit *dispar* in der mütterlichen Linie. Ein Vergleich der Kurven 2 und 3 zeigt, daß dies wieder der Ausdruck der Matroklinie ist, der in F_1 hervorgetreten war und nun bei den 50% Heterozygoten genau so hervortritt, so daß die beiden reziproken Kurven in Abb. 3 etwa die Kombinationskurven von $D + (D \times J) + J$ bzw. $D + (J \times D) + J$ aus Abb. 2 darstellen. Soweit haben wir also eine einfache Spaltung fluktuierender Merkmale, kombiniert mit Matroklinie der Heterozygoten.

Betrachten wir nun die 2. und 3. Häutung, so bleiben natürlich die reinen Rezessiven unverändert, die Heterozygoten sollen sich nach den Erfahrungen in F_1 allmählich verdunkeln, während die homozygoten Dominanten bis auf leichte Verdunkelung einiger Individuen hell bleiben sollen. Die erwartete Verschiebung der Heterozygoten nach links geht dann auch aus den Tabellen hervor, und zwar werden wieder, wie erwartet, die matroklinalen Individuen in der mütterlichen *dispar*-Linie, nämlich $(D \times J)^2$, stärker nach der dunkeln Seite geschoben. Die hellen Homozygoten sollten sich aber in den reziproken Kreuzungen gleich verhalten, also wie die reine Rasse aussehen. Tatsächlich verhalten sie sich verschieden. Nach der 3. Häutung fehlen der Kreuzung $(D \times J)^2$ bereits Individuen der Klasse VII und auch in Klasse VI finden sich nur 17%. Bei der reziproken Kreuzung $(J \times D)^2$ aber sind 2% in

Klasse VII und 26% in Klasse VI. Die herausgespaltenen Homozygoten der letzteren Kombination sind also heller als die der reziproken, d. h. in der mütterlichen *japonica*-Linie sind die reinen Dominanten etwa so wie die Ausgangsform, in der mütterlichen *dispar*-Linie aber sind sie dunkler.

Dies Verhalten akzentuiert sich nun nach der 4. Häutung. Wie nach den F_1 -Ergebnissen zu erwarten, verschieben sich jetzt die Heterozygoten fast ganz nach der dunkeln Seite, wobei sich immer noch die Matroklinie bemerkbar macht. Tabelle und Kurve 3 zeigen dies auf das schönste. Die reinen Dominanten aber zeigen wieder das differente Verhalten in den reziproken Kreuzungen. In der mütterlichen *japonica*-Linie bleibt ihr Verhalten das der reinen Rasse. Die Mehrzahl der Individuen (11+12%) verbleiben in der V. und VI. Klasse. In der mütterlichen *dispar*-Linie aber, also $(D \times J)^2$, verschieben sich auch die reinen Dominanten stärker nach der dunkeln Seite, so daß sich in den Klassen VI und V nur je 4% finden, in IV 7% und noch in III 8%.

Nun kommen wir zu den doppelreziproken Kreuzungen. Ein Blick auf die Tabelle für die 1. Häutung und die zugehörige Kurve (Textabb. 3) zeigt, daß sie sich völlig von den gewöhnlichen F_2 unterscheiden, daß aber die beiden entgegengesetzten doppelreziproken Kreuzungen in ihrem Verhalten gleich sind, so daß sicher ein Zufallsresultat höchst unwahrscheinlich ist. Zunächst finden sich in Klasse I anstatt der 25% Rezessiven etwa 50%. In Klasse VII, in der sich die reinen Dominanten finden sollen, sind nur 4%, so daß diese auf die Klassen V—VII verteilt sein müssen und für die Heterozygoten in den Zwischenklassen nur 25% übrig sind. Mit der 2. Häutung beginnt dann schon die Verschiebung nach der dunkeln Seite hin, und zwar wird auch bereits kenntlich, daß die Kombinationen der mütterlichen *dispar*-Linie, nämlich $(D \times J) \times (J \times D)$ stärker verdunkelt wird als die in der mütterlichen *japonica*-Linie. Nach der 3. Häutung ist dies ganz deutlich. Nach der 4. Häutung kommt dann wie immer die starke Verschiebung nach der dunkeln Seite, so daß 84 bzw. 70% sich in Klasse I finden. Der Unterschied der beiden mütterlichen Linien ist noch akzentuierter: in der mütterlichen *japonica*-Linie gibt es noch einen beträchtlichen Prozentsatz heller und mittelheller Tiere, in der mütterlichen *dispar*-Linie aber finden sich volle 98% in den ersten drei dunkeln Klassen.

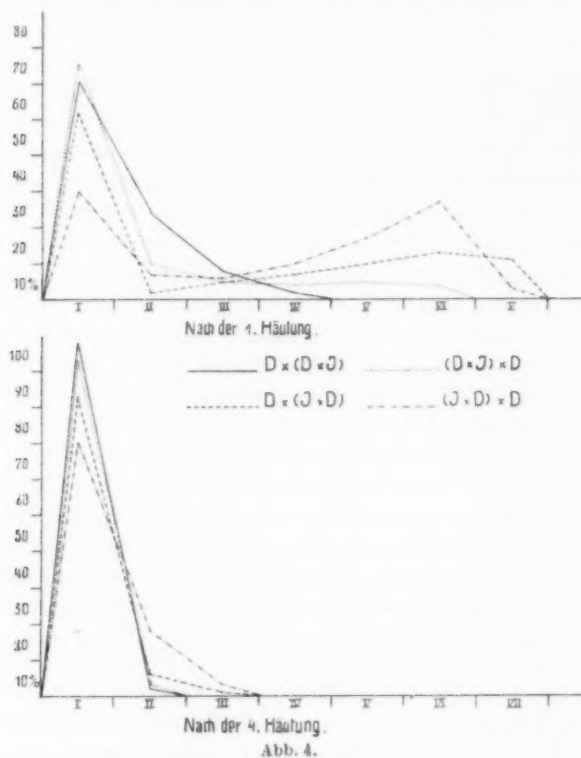
d) Die Rückkreuzungen.

Unser Ausgangsversuch wird vervollständigt durch die Rückkreuzungen, und zwar wurden alle acht Rückkreuzungen durchgeführt, nämlich die vier Kombinationen der reinen *dispar*-Rasse als Vater oder Mutter mit den reziproken F_1 -Bastarden als Mutter oder Vater und die andern entsprechenden vier mit der reinen *japonica*-Rasse.

Wenn wir zunächst nun nur das rein mendelistische des Falles betrachten, so sind folgende Resultate zu erwarten:

| Kombination | Spaltung | Phänotypus nach d. 4. Häutung | Phänotypus nach d. 4. Häutung |
|-------------------------|-------------|---|--|
| $D \times (D \times J)$ | 1 aa : 1 Aa | $\frac{1}{2}$ dunkel, $\frac{1}{2} \pm$ intermed. | $\frac{1}{2}$ dunkel, $\frac{1}{2} \pm$ dunkel |
| $D \times (J \times D)$ | 1 aa : 1 Aa | » » | » » |
| $(J \times D) \times D$ | 1 aa : 1 Aa | » » | » » |
| $(D \times J) \times D$ | 1 aa : 1 Aa | » » | » » |
| $J \times (D \times J)$ | 1 AA : 1 Aa | $\frac{1}{2}$ hell, $\frac{1}{2} \pm$ intermediär | $\frac{1}{2}$ hell, $\frac{1}{2} \pm$ dunkel |
| $J \times (J \times D)$ | 1 AA : 1 Aa | » » | » » |
| $(J \times D) \times J$ | 1 AA : 1 Aa | » » | » » |
| $(D \times J) \times J$ | 1 AA : 1 Aa | » » | » » |

Die folgende Tabelle gibt wieder die erhaltenen Resultate in Prozenten, die absoluten Zahlen finden sich im Anhang Tabelle 4.



Um die Resultate für die folgenden Erörterungen besser vergleichen zu können, seien sie ebenfalls in Kurvenform wiedergegeben in Textabb. 4, 5.

1. Rückkreuzungen mit der reinen *dispar*-Rasse, Erwartung Aa:aa
 = $\frac{1}{2} \pm$ intermediär, $\frac{1}{2}$ dunkel (I), $\frac{1}{2}$ dunkel, $\frac{1}{2} \pm$ dunkel (IV).

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | Nr. |
|------------------------|---------------------------|----|-----|----|----|----|-----|------------------------|
| Nach der 1. Häutig. | D \times (D \times J) | 66 | 24 | 8 | 2 | — | — | T ₁ , 1913 |
| | D \times (J \times D) | 52 | 2 | 5 | 7 | 10 | 13 | T ₃ , 1913 |
| | (D \times J) \times D | 72 | 10 | 5 | 4 | 5 | 4 | T ₉ , 1913 |
| | (J \times D) \times D | 30 | 7 | 6 | 10 | 17 | 27 | T ₁₃ , 1913 |
| Nach der 2. Häutig. | D \times (D \times J) | 98 | 2 | — | — | — | — | usw. |
| | D \times (J \times D) | 55 | 2 | 6 | 11 | 18 | 7 | 1 |
| | (D \times J) \times D | 79 | 11 | 6 | 3 | 1 | — | — |
| | (J \times D) \times D | 45 | 5 | 9 | 11 | 22 | 8 | — |
| Nach der 3. Häutig. | D \times (D \times J) | 98 | 2 | — | — | — | — | — |
| | D \times (J \times D) | 63 | 16 | 10 | 4 | 6 | 1 | — |
| | (D \times J) \times D | 88 | 9 | 3 | — | — | — | — |
| | (J \times D) \times D | 53 | 18 | 15 | 6 | 5 | 3 | — |
| Nach der 4. Häutig. | D \times (D \times J) | 98 | 2 | — | — | — | — | — |
| | D \times (J \times D) | 93 | 6 | 1 | — | — | — | — |
| | (D \times J) \times D | 97 | 3 | — | — | — | — | — |
| | (J \times D) \times D | 79 | 18 | 3 | — | — | — | — |

2. Rückkreuzungen mit der reinen *japonica*-Rasse. Erwartung AA:Aa.
 Erwartung $\frac{1}{2}$ hell, $\frac{1}{2} \pm$ intermediär (I), $\frac{1}{2} \pm$ hell, $\frac{1}{2} \pm$ dunkel (IV).

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | Nr. |
|------------------------|---------------------------|----|-----|----|----|----|-----|------------------------|
| Nach der 1. Häutig. | J \times (D \times J) | — | — | — | 2 | 47 | 51 | T ₁₁ , 1913 |
| | J \times (J \times D) | — | — | — | — | 59 | 41 | T ₁₂ , 1913 |
| | (D \times J) \times J | — | — | — | — | 34 | 66 | T ₁₀ , 1913 |
| | (J \times D) \times J | — | — | — | 1 | 12 | 87 | T ₅ , 1913 |
| Nach der 2. Häutig. | J \times (D \times J) | — | — | 3 | 10 | 82 | 5 | usw. |
| | J \times (J \times D) | — | — | — | 2 | 85 | 13 | |
| | (D \times J) \times J | — | — | — | 5 | 51 | 44 | |
| | (J \times D) \times J | — | — | — | — | 51 | 49 | |
| Nach der 3. Häutig. | J \times (D \times J) | — | 4 | 13 | 30 | 22 | 31 | — |
| | J \times (J \times D) | — | — | 1 | 3 | 18 | 72 | 6 |
| | (D \times J) \times J | — | — | 1 | 1 | 31 | 55 | 12 |
| | (J \times D) \times J | — | — | — | 1 | 10 | 69 | 20 |
| Nach der 4. Häutig. | J \times (D \times J) | 12 | 52 | 25 | 7 | 1 | 2 | — |
| | J \times (J \times D) | — | 4 | 4 | 9 | 31 | 49 | 3 |
| | (D \times J) \times J | 1 | 11 | 18 | 19 | 26 | 24 | 1 |
| | (J \times D) \times J | 1 | 2 | 1 | 4 | 25 | 62 | 5 |

Zunächst zeigen nun Tabellen und Kurven für die Rückkreuzung mit *dispar* auf das klarste als Ganzes betrachtet die Spaltung in 1aa:1Aa. Im Rahmen dieser Spaltung aber erkennt man sogleich, daß die vier Kombinationen wieder typische Differenzen zeigen, die schon bei

bloßer Inspektion den Eindruck des Gesetzmäßigen machen. Bei den Rückkreuzungen mit *japonica* ist natürlich die Spaltung weniger klar zu sehen, da die Heterozygoten ja \pm dominant sind. Sie muß aber mit fortschreitender Entwicklung deutlicher werden wegen der stärkeren Verdunkelung der Heterozygoten und sie tut es auch. Auch hier aber bemerken wir wieder die typischen Differenzen der vier Kombinationen.

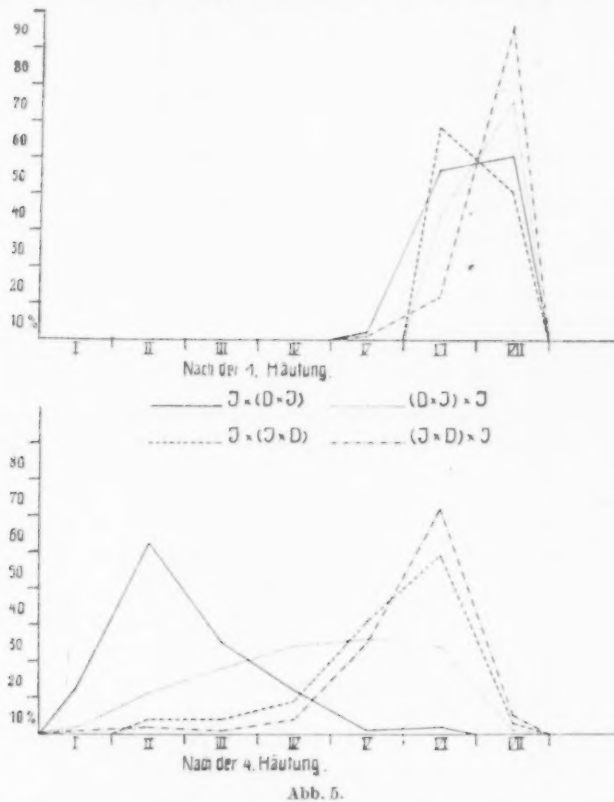


Abb. 5.

Bis zu diesem Punkte waren die Versuche 1913 gediehen. Bei dem Versuch, die Resultate, soweit sie von einfachem Mendelschen Verhalten abweichen, zu verstehen, konnten wir uns dem Gedanken nicht verschließen, daß hier eine protoplasmatische Vererbung mit im Spiele sein müsse, etwa derart, daß es für die Wirkung mendelnder Faktoren nicht gleichgültig sei, in welchem protoplasmatischen Milieu die Gene ihre Wirkung entfalten. Die Arbeitshypothese, die wir uns damals bildeten, hat sich in der Tat, wenigstens in einem gewissen Ausmaß bewährt. Sie soll aber erst entwickelt werden, wenn das weitere Material beschrieben ist. Der Grund, weshalb wir seitdem so viel

Mühe auf die Klärung des Falles verwendeten, ist ein zweifacher. Einmal handelte es sich hier um die Unterschiede geographischer Rassen; und da schien uns die Möglichkeit eines beträchtlichen Fortschrittes im Artbildungsproblem gegeben, wenn es sich bestätigen sollte, daß geographische Rassen sich auch durch die Beschaffenheit ihres Protoplasmas unterscheiden. Sodann arbeiteten wir hier ja mit entwicklungsgeschichtlichen Vorgängen und da schien uns die Möglichkeit gegeben, durch Aufklärung des Zusammenarbeitens von Protoplasma und Genen bei der Entwicklung der Außeneigenschaften tiefer in das Verständnis des Wesens der Vererbung einzudringen. Wenn auch die Versuche noch weit von Vollständigkeit entfernt sind, so glauben wir doch, daß sie bereits jetzt eine Veröffentlichung des Materials und der Schlußfolgerungen, soweit sie bis jetzt gehen, rechtfertigen.

2. Die geographischen Formen der *Lymantria dispar*.

Das erste Problem, das im Anschluß an den Ausgangsversuch zu untersuchen ist, ist die Frage, wie weit die benutzten europäischen und japanischen Formen typische Vertreter ihres Verbreitungsgebietes sind; ferner ob es auch andere Rassen gibt, und wie weit sie rein sind, so daß eine Erbanalyse im Kreuzungsexperiment durchgeführt werden kann. Natürlich ist eine vollständige Analyse aller Formen des Verbreitungsgebietes, das sich fast über ganz Europa nach Sibirien, Nordasien und Japan erstreckt, nicht ausgeführt, obwohl dies uns immer noch als Ideal vorschwebt. Wir lenkten vielmehr unser Hauptaugenmerk auf die japanischen Rassen. Denn durch seine Lage, die das Bestehen von fast arktischen bis fast tropischen Klimaverhältnissen ermöglicht, scheint Japan ein ganz besonders günstiges Gebiet für die Entstehung geographischer Varietäten zu sein, besonders auch, da das Inselreich seit der Tertiärzeit vom benachbarten asiatischen Festland getrennt ist. Wir untersuchten also eine Reihe mittel- und südeuropäischer Formen und eine Reihe japanischer Formen vom Nord- bis Südende des Landes. Dazu kommt die im Staate Massachusetts in Amerika auftretende Form, die von Europa, wahrscheinlich Frankreich, eingeschleppt ist. Der ursprüngliche Plan, von allen so erhaltenen erblich verschiedenen Rassen eine vollständige Erbanalyse durchzuführen, ist allerdings bisher nur zum Teil verwirklicht. Trotzdem seien auch die weniger untersuchten Rassen beschrieben, da sie doch ihr Teil zum Verständnis des ganzen Problems beitragen. Wir beschränken uns dabei auf die Raupencharaktere, denen bisher hauptsächlich die Analyse galt, und erwähnen nur anhangsweise die bisher nicht exakt studierten übrigen Charaktere, soweit feststeht, daß sie erblich sind. Es sei ein für allemal bemerkt, daß die Rassenbezeichnung nichts weiter besagt, als daß mein Zuchtmaterial an der betreffenden Lokalität im

Freien gesammelt war, und daß gleichzeitig untersuchte verschiedene Gelege der gleichen Lokalität sich identisch verhielten. Die genaue Abgrenzung des Verbreitungsgebietes der Rassen ist eine Aufgabe, zu deren Bearbeitung ich später einmal zu kommen hoffe. Die Berechtigung der Bezeichnung »Rasse« soll ebenfalls nicht weiter diskutiert werden: sie bedeutet hier zunächst nichts als eine Bezeichnung für erblich differente Stämme.

a) Die europäischen Rassen.

Unter meinen europäischen Rassen unterscheide ich bisher zwei Haupttypen, die mitteleuropäischen und die südeuropäischen. Erstere haben dunkle Raupen in bezug auf die Gesamtzeichnung, letztere Raupen von sehr charakteristischer Zeichnung. Bei ersteren besitzt das weibliche Abdomen dunkle, bei letzteren helle Afterwolle. Unter den mitteleuropäischen haben wir zwei Typen, einen reinen und einen unreinen in bezug auf den Thorakalfleck der Raupen. Die Falter sind zwar auch bei den europäischen Rassen verschieden, aber es ist außerordentlich schwer, die Unterschiede exakt festzulegen und zu analysieren. Wir wagen daher auch noch nicht zu sagen, was erblich ist und was bloße Modifikation.

A. Die reinen dunklen Mitteleuropäer.

Dies sind solche Stämme, die sich genau so verhalten wie die im Ausgangsversuch besprochenen deutschen Formen, d. h. die Raupenzeichnung findet sich in der ersten Klasse für den Thorakalfleck und auch im übrigen ist die Raupe dunkelgrau. Nun finden sich auch hier Varianten, insofern als manche noch den schmalen hellen Rückenstreif haben, andere nicht und insofern wohl auch die Tiefe der Pigmentierung variiert. Mangels genauer Definitionsmöglichkeiten dieser Eigenschaften wurden sie nicht weiter auseinandergehalten und die Formen gelten alle als Klasse I.

In diese Kategorie gehören:

1. *Rasse Schlesien und Rheinland*, wie beschrieben.
2. *Rasse Berlin*. In der ersten kontrollierten Generation dieser Rasse 1916 gab es einige Individuen rechts von Klasse I; davon wird später die Rede sein. Seitdem ist die Rasse in fünf Generationen vollständig konstant durch alle Häutungen durch in Klasse I geblieben. Als Beispiel für die ganze Gruppe seien von dieser Rasse in Textabb. 6—10 einige Photogramme aus dem Jahre 1920 gegeben, die sich übrigens völlig mit den Aufnahmen von 1917 decken. 6 zeigt Raupen nach der 1. Häutung (die Vergrößerung zeigt der mm-Maßstab). Das Individuum links unten befindet sich in der 2. Häutung. (Es sei sogleich für diese wie für alle folgenden Aufnahmen bemerkt, daß die zur Aufnahme

ausgewählten Individuen als Typen der Gesamtvariation vom dunkelsten zum hellsten Individuum der Zucht aufzufassen sind. Jede Zucht enthält nur die Nachkommenschaft eines Elternpaares.) Man erkennt



Abb. 6.

das vollständige Fehlen eines Thorakalfleckes. Dagegen ist eine feine Zeichnung von Längsbinden und Strichen vorhanden; sie besteht aus zwei unvollständigen Lateralstreifen, einem unvollständigen Mittelstreifen und einigen hellen Punkten am Vorder- wie Hinterrand jeden Segmentes. Außerdem findet sich auf dem 5. Abdominalsegment ein rötlicher Fleck, vor dem die Segmentrandflecken besonders stark ausgebildet sind. Diese Abdominalzeichnung in ihren verschiedenen Ausbildungsstufen ist im Prinzip bei allen Rassen vorhanden, in ihrer Ausbildung aber von charakteristischer Verschiedenheit. Abb. 7, der Zustand nach der 2. Häutung, zeigt



Abb. 7.

nichts Besonderes. Abb. 8 zeigt die Raupen nach der 3. Häutung; das zweite Tier von links befindet sich bereits in der 4. Wir sehen hier deutlicher die Abdominalzeichnung und das Maß ihrer Variabilität. Die Veränderung der Kopfform und -zeichnung sei nur erwähnt. Wichtiger ist der Beginn der Auflösung der Grundpigmentierung in eine feine Marmorierung, die dann wie Abb. 9 und 10 zeigen, bei der 4. und 5. Häutung auch in die Abdominalzeichnung eindringt und diese auflöst.



Abb. 8.

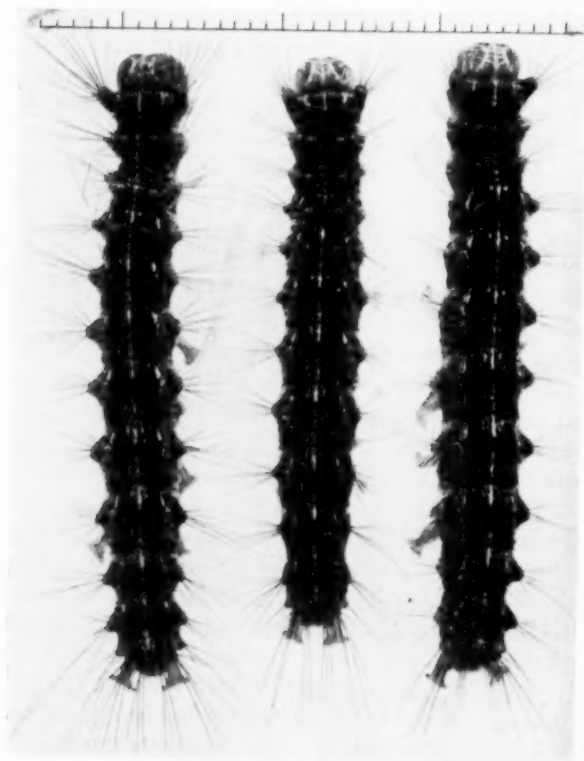


Abb. 9.

In anderen Charakteren wie Afterwolle des ♀, Zahl der Häutungen, Entwicklungsgeschwindigkeit, Faltergröße und Zeichnung, sind alle mitteleuropäischen Formen wohl kaum zu unterscheiden. Dagegen verhält sich diese Rasse Berlin in den Intersexualitätsexperimenten anders als andere deutsche Formen¹⁾.

3. *Rasse Stuttgart*. Diese für einige Kreuzungen benutzte süddeutsche Form ist in der Raupenzeichnung nicht von der vorhergehenden zu unterscheiden, wohl aber im Verhalten in Intersexualitätsexperimenten.

4. *Rasse Massachusetts*. Wir zählen diese zu den Mitteleuropäern, weil die ganzen den Wald im Nordosten der Vereinigten Staaten verheerenden Schwammspinnerraupe von einigen wenigen Individuen stammen, die ein Franzose in den 80er Jahren, wahrscheinlich aus Frankreich, importiert hatte. Tatsächlich haben die Raupen den Zeichnungscharakter von Europäern, wenn sie auch nicht genau mit Mittel- oder Südeuropäern übereinstimmen. Die relativ helle Afterwolle der ♀ und das Verhalten in den Intersexualitätsversuchen könnten auf Südostfrankreich als Herkunftsort deuten. Die im Laboratorium gezüchteten drei Generationen wie die im Freien beobachteten Raupen

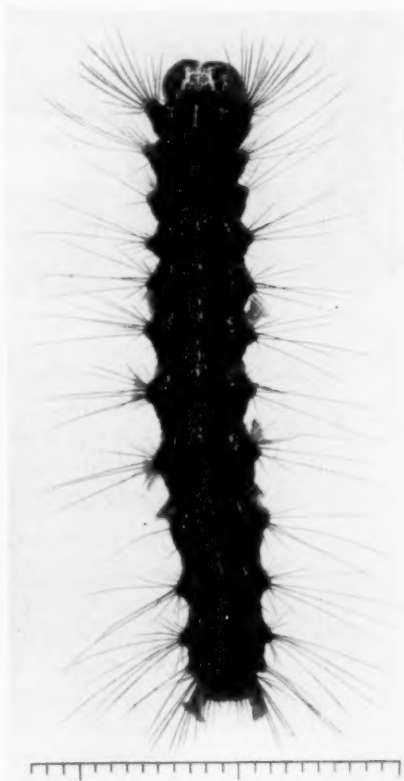


Abb. 10.

sind in den untersuchten Charakteren außerordentlich konstant. Es fehlt ihnen der Thorakalfleck, so daß sie als Klasse I für die Kreuzungen gelten. Die Grundfarbe der Tiere ist aber viel dunkler als die der deutschen Formen, so daß sie in den späteren Stadien mehr schwärzlich als grau aussehen. Auf dem 3. Thorakalsegment findet sich ein mehr oder minder deutlicher gelber Mittelstreif. Dazu kommt aber,

¹⁾ Goldschmidt, R.: Untersuchungen über Intersexualität II. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre 1922.

was auch sonst bei Südeuropäern gefunden wurde, eine matte rötliche Zeichnung rechts und links, die so unscheinbar ist, daß sie bei Betrachtung mit bloßem Auge überhaupt nicht sichtbar wird. In Textabb. 11 sind ein paar Skizzen dieser Zeichnung aus der Zucht VA 56, 1915, in verschiedenen Varianten wiedergegeben. Nach der dritten Häutung lösen sich diese seitlichen Flecken zu einer feinen bläulichen Marmorierung auf schwarzem Grunde auf. Die Abdominalzeichnung ist von Anfang an undeutlicher als bei den deutschen Rassen und verschwindet nach der 4. Häutung ganz in der Marmorierung. Aber es findet auch in der Abdominalzeichnung eine gewisse Fluktuation nach der hellen Seite hin statt. Solche Plustiere zeigen auch noch in erwachsenem

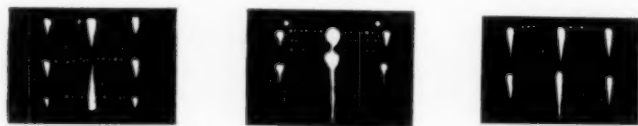


Abb. 11.

Zustande Rücken- und Seitenstreifen. Sehr bemerkenswert ist das Verhalten vor der 1. Häutung. Wir wiesen schon früher darauf hin (s. Abb. 2a Taf. I), daß vor der 1. Häutung eine Art Thorakalfleck auch bei den dunkeln Rassen sichtbar wird. Diese Erscheinung wurde für die Rasse Massachusetts als besonders typisch notiert.

B. Die nichtreinen Mitteleuropäer.

Die hier zu besprechenden Rassen haben uns im Laufe der Arbeit viel Mühe und Zeitverlust verursacht. Die ursprünglich benutzten deutschen Rassen (Schlesien und Rheinland) waren alle schön konstant und hielten die Zeichnungsklasse I ein. Bereits 1913 erhielten wir von *Standfuss* aus der Schweiz Gelege, in denen viele Raupen mit typischem Thorakalfleck vorkamen. Wir nahmen an, daß es sich um Bastarde mit japanischen Rassen handle, da ja die Amateurzüchter öfters σ , die sie nicht brauchen, einfach fliegen lassen. Später aber erhielten wir solche Zuchten aus verschiedenen Teilen Deutschlands¹⁾ und da sie sich in den Intersexualitätsversuchen als reine deutsche Rassen erwiesen, so mußte das Auftreten des Thorakalfleckes eine andere Bedeutung haben, die zu untersuchen war. Tatsächlich handelte es sich um ein Gemisch von Bastarden heller und dunkler deutscher Formen. Folgendes sind die Tatsachen:

1. *Rasse Schneidemühl*. Bei diesen von 1914 an gezüchteten Tieren aus Ostdeutschland fiel von Anfang an auf, daß neben den typischen Mitteleuropäern aus Klasse I viel hellere Tiere vorkamen. Nach dem

¹⁾ Kürzlich auch aus Spanien.

Umfang, den der vorhandene Thorakalfleck einnahm, könnte eine Variation bis Klasse VI nach der bisherigen Einteilung festgestellt werden. Die Form der Zeichnungselemente war eine ziemlich mannigfaltige, wenn sich auch ein deutlicher Grundplan erkennen läßt. Diese Flecke sind nun zwar ihrem Umriß nach in die für die Bastarde im ersten Abschnitt benutzten Klassen einzureihen, aber bei genauer Betrachtung unterscheiden sie sich doch von ihnen. Während die richtigen *japonica*-Flecken weiß oder gelblich sind, spielen diese hier nach dem rötlichen hin und erscheinen viel weniger scharf abgesetzt und klar konturiert. Sie erinnern vielmehr etwas an die Flecken, wie sie verwaschen vor der 1. Häutung auch der dunklen Formen durchschimmern. Dies erhellt am besten aus den Farbenskizzen Abb. 7—12 Taf. I u. II. Abb. 7 zeigt ein Tier nach der 1. Häutung, das als Klasse III bezeichnet wurde. Es zeichnet sich übrigens auch dadurch aus, daß es die hellste bei der Rasse beobachtete Abdominalzeichnung besaß. Abb. 8 zeigt das extremste Plusindividuum der Zucht (U 11b 1914) mit dem Thorakalfleck in Gestalt eines chinesischen Schriftzeichens, den wir als Klasse VI bezeichnen müssen. Daß dies aber eine ganz andere Klasse VI ist als bei den japanischen Formen, zeigt ein Blick auf die weiteren Tafeln. Den Thorakalfleck des gleichen Individuums nach der 2. Häutung zeigt Abb. 9. Er findet sich jetzt schon in Klasse V. Abb. 10 und 11 geben solche Plusindividuen nach der 3. Häutung aus Klasse IV wieder und die fortschreitende Auflösung des Fleckes nach der 4. Häutung zeigt Abb. 12. Im großen ganzen haben die hellen Individuen auch hellere Abdominalzeichnung.

Wenn wir nun die Helligkeitsklassen als IIa usw. bezeichnen, um sie von denen der *japonica*-Formen zu unterscheiden, so fanden sich bei den Ausgangszuchten 1914 Frequenzen (in %) =

1. U 10, 1914.

| | I | IIa | IIIa | IVa | Va | VIa | VIIa |
|----|----|-----|------|-----|----|-----|------|
| 1. | 68 | 5 | 3 | 6 | 10 | 8 | — |
| 2. | 54 | 5 | 3 | 8 | 25 | 5 | — |
| 3. | 60 | 10 | 6 | 14 | 5 | 5 | — |
| 4. | 87 | 8 | 5 | — | — | — | — |

2. U 11, 1914.

| | I | IIa | IIIa | IVa | Va | VIa | VIIa |
|----|----|-----|------|-----|----|-----|------|
| 1. | 44 | 2 | 10 | 12 | 23 | 9 | — |
| 2. | 45 | 5 | 2 | 13 | 22 | 13 | — |
| 3. | 52 | 16 | 5 | 9 | 13 | 5 | — |
| 4. | 96 | 2 | 2 | — | — | — | — |

3. U 11a, 1914.

| | I | IIa | IIIa | IVa | Va | VIa | VIIa |
|----|----|-----|------|-----|----|-----|------|
| 1. | 95 | 1 | 2 | 1 | 1 | — | — |
| 2. | 93 | 2 | — | 4 | 1 | — | — |
| 3. | 93 | 2 | 1 | 1 | 2 | 1 | — |
| 4. | 97 | 1 | 1 | — | 1 | — | — |

(Es sei übrigens hier ein für allemal vorausgeschickt, daß kleine Unstimmigkeiten in den Zahlen auf die Fehlerquellen der Statistik zurückzuführen sind, z. B. wenn in Nr. 5 sich nach der 3. Häutung ein Individuum in Klasse VI findet, während vorher keines vorhanden war, so kommt dies daher, daß ein Individuum, das zwischen V und VI steht, einmal als V und einmal als VI klassifiziert wurde. Ebenso neigt die Statistik nach der 1. Häutung wegen der Kleinheit der Tiere dazu, ungenauer zu sein als nach der 2. Häutung). Von den drei Ausgangszuchten sind nun, wie ein Blick zeigt, die beiden ersten identisch, die dritte aber anders. Nehmen wir den Durchschnitt der Zahlen der beiden ersten, so erhalten wir für die beiden ersten Häutungen:

| | I | IIa | IIIa | IVa | Va | VIa |
|----|------|-----|------|------|------|-----|
| 1. | 56 | 3,5 | 6,5 | 9 | 16,5 | 8,5 |
| 2. | 49,5 | 5 | 2,5 | 10,5 | 23,5 | 9 |

Diese Zahlen machen es auf Grund der früher mitgeteilten Rückkreuzungsergebnisse bereits äußerst wahrscheinlich, daß wir hier eine Rückkreuzung zwischen einem Individuum aa (Kl. I) und Aa (Gipfel bei Klasse Va) haben mit der Spaltung 1aa : 1Aa. Wenn wir den Helligkeitsfaktor A der Rasse Schneidemühl als A_s bezeichnen, so wäre die Population in Schneidemühl eine gemischte gewesen aus aa- und $A_s a$ -Individuen, also außer den typischen dunklen noch eine besondere Art von hellen Formen vorhanden, die sich dauernd kreuzen.

Bei der dritten Zucht sind aber nur einige wenige helle Individuen vorhanden. Da es sich hier um ein Freilandmaterial handelt, so ist es wahrscheinlich, daß die Eier von einem aa ♀ stammen, das zuerst mit einem aa ♂ kopulierte, dann aber nochmals mit einem $A_s a$ oder $A_s A_s$ ♂, von dessen Spermien dann ein kleiner Teil der Eier besamt wurde.

Die Tabellen der Zuchten zeigen dann weiter, daß die Tiere, die wir für $A_s a$ halten, sich allmählich verdunkeln und nach der 4. Häutung fast alle wie gewöhnliche aa-Tiere aussehen, was ja auf Grund unserer früheren Mitteilungen über F_1 -Bastarde zu erwarten ist.

Wie stimmen nun weitere Generationen zu den gemachten Annahmen? 1915 wurden F_2 -Zuchten ausgeführt, sowohl ohne Rück-

sicht auf die Zeichnungsklassen der Eltern als auch durch Auswahl der Plusindividuen der F_1 -Generation. Auswahl der Minusindividuen wurde in diesem Falle nicht ausgeführt; aber aus Versuchen mit ähnlichen Fällen folgt, daß die ausgesuchten reinen Rezessiven aa auch immer rein züchten. Die unausgewählte F_2 wurde aus einem ♀ U 11a \times ♂ U 11 erhalten. Ersteres konnte sein aa und $A_s a$, letzteres ebenso. Das Resultat zeigt, daß wir $A_s a \times A_s a$ vor uns hatten, da die Spaltung $1:2:1$ erhalten wurde.

VB 1, 1915, F_2 Schneidemühl heterozygot.

| | I | IIa | IIIa | IVa | Va | VIa | VIIa |
|----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|
| 1. | 28,46 | 15,32 | 14,59 | 10,22 | 10,22 | 13,96 | 7,29 |
| 2. | 52,21 | 16,91 | 5,88 | 9,56 | 11,76 | 3,67 | — |
| 3. | 72,59 | 14,07 | 3,70 | 8,14 | 1,48 | — | — |
| 4. | 95,27 | 3,07 | 1,57 | — | — | — | — |

Wir sehen in der 1. Häutung ziemlich gut $1/4$ Individuen Klasse I. Die Dominanten $A_s A_s$ finden sich in Klasse V—VIIa mit dem Gipfel in VIa. In den weiteren Häutungen findet die bekannte Verschiebung der Heterozygoten und auch der Dominanten nach der dunkeln Seite statt, die nach der 4. Häutung fast vollständig ist.

Die Auswahl der Plustiere 1914 wurde nur in U 11b vorgenommen, eine Zucht, deren Statistik nicht einwandfrei ist und deshalb vorher nicht ausgeführt wurde. In dieser Zucht hatten sich aber die hellsten Individuen gefunden, die auch in Abb. 7—12 Taf. I u. II abgebildet wurden. Es dürfte also wohl eine $1:2:1$ Spaltungszucht gewesen sein. Die ausgewählten Plustiere können also in Anbetracht der transgredierenden Variabilität der Heterozygoten und Dominanten $A_s a$ und $A_s A_s$ gewesen sein. Tatsächlich finden sich die Kombinationen $A_s a \times A_s a$ und $A_s a \times A_s A_s$ in der Nachkommenschaft, nämlich:

a) VB 22, 1915, F_2 aus U 11b Plusindividuen.

| | I | IIa | IIIa | IVa | Va | VIa | VIIa |
|----|-------|-------|-------|-------|-------|------|------|
| 1. | 25 | 23,21 | 22,32 | 14,28 | 8,92 | 6,25 | — |
| 2. | 55 | 9,17 | 7,34 | 16,51 | 11,92 | — | — |
| 3. | 59,04 | 10,47 | 11,42 | 16,9 | 1,90 | 0,95 | — |
| 4. | 85,71 | 9,89 | 4,37 | — | — | — | — |

Dies ist also im wesentlichen das gleiche Bild wie die vorher erwähnte F_2 -Zucht, nur daß die Dominanten $A_s A_s$ etwas dunkler erscheinen.

b) VA 1, 1915, F_2 aus U 11b Plusindividuen.

| | I | IIa | IIIa | IVa | Va | VIa | VIIa |
|----|-------|------|-------|-------|-------|------|------|
| 1. | — | 9,83 | 28 | 14,75 | 37,71 | 5 | 4,71 |
| 2. | 1,32 | 2,44 | 14,63 | 24,50 | 47,56 | 9,55 | — |
| 3. | 25,71 | 10 | 55,71 | 8,58 | — | — | — |
| 4. | 100 | | — | — | — | — | — |

Dies ist wohl deutlich eine Spaltung $A_s a : A_s A_s$. Dass dies richtig ist, geht daraus hervor, daß eine erneute Plusselektion in dieser Zucht nun die reinen Dominanten isolierte, nämlich:

WA 1, 1916, Plusselektion aus VA 1, 1915.

| | I | IIa | IIIa | IVa | Va | VIa | VIIa |
|----|------|------|------|-------|-------|-------|-------|
| 2. | — | — | — | — | 6,25 | 62,50 | 31,25 |
| 3. | — | — | — | 13,33 | 13,33 | 73,34 | — |
| 4. | 6,66 | 6,66 | 40 | 46,68 | — | — | — |

Die 1. Häutung wurde wie meistens in den späteren Jahren nicht aufgenommen.

Aus dieser Zucht wurde 1917 nochmals eine Generation aus ausgewählten Individuen der Klasse VIIa gezogen:

A 2, 1917, Plusselektion aus WA 1, 1916.

| | I | IIa | IIIa | IVa | Va | VIa | VIIa |
|----|---|-----|------|-------|-------|-------|------|
| 2. | — | — | 1,82 | 32,72 | 43,64 | 12,70 | 9,12 |

Sie blieb nach der 2. Häutung auf der dominanten Seite, wenn auch die Fluktuation etwas stärker nach links geht.

Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß aus der in 1 : 2 : 1 spaltenden F_2 -Zucht VB 22 1915 noch zwei weitere Inzuchtgenerationen ohne Selektion ausgeführt wurden, die also jede Kombination zwischen $A_s A$, $A_s a$ und aa enthalten konnten. Tatsächlich war zuerst $A_s a \times A_s a$ ausgeführt worden und dann $aa \times A_s a$, so daß nun alle Kombinationen vorliegen. Folgendes sind die Daten:

a) WB 60, 1916, F_3 aus VB 22, 1915, $A_s a \times A_s a$.

| | I | IIa | IIIa | IVa | Va | VIa | VIIa |
|----|-------|-------|-------|-------|-------|------|------|
| 2. | 23,19 | 12,32 | 26,81 | 25,34 | 10,87 | 1,45 | — |
| 3. | 36,96 | 11,59 | 30,44 | 9,42 | 10,14 | 1,44 | — |
| 4. | 61,07 | 21,37 | 15,27 | 2,29 | — | — | — |

b) XB 2, 1917, F₄ aus WB 60, 1916, A₃a × aa.

| | I | IIa | IIIa | IVa | Va | VIa | VIIa |
|----|-------|------|-------|-------|-------|------|------|
| 2. | 47,50 | 10 | 13,75 | 11,25 | 13,75 | 3,75 | — |
| 3. | 74,36 | 1,28 | 10,25 | 7,69 | 3,84 | 2,56 | — |
| 4. | 77,32 | — | 17,33 | 3,99 | 1,33 | — | — |

Aus vorliegenden Daten geht also hervor, daß die Rasse Schneidemühl eine heterozygote Population mit den Bastardkombinationen eines Helligkeitsfaktors A₃A₈ und dem rezessiven aa darstellt. Die Wirkung von A₃ ist aber eine ganz andere als wie des A-Faktors der Rasse *japonica* X, mit der wir begannen. Er bedingt bei sonst recht dunkler Abdominalzeichnung und typisch europäischem Raupencharakter einen Thorakalfleck, der aber nicht so ausgeprägt ist wie bei den japanischen Rassen und deshalb in die besonderen Klassen IIa—VIIIa eingeteilt wurde. Dies gilt aber nur für die jungen Raupen. Denn schon mit der zweiten Häutung beginnt die Verschiebung der Zeichnung nach der dunklen Seite und A₃A₈-Raupen sind nach der 4. Häutung bereits vollständig (mit geringer Fluktuation) den aa-Raupen gleich. Nach der 5. Häutung, die hier nur von weiblichen Raupen durchgemacht wird (s. später), sind alle gleich dunkel.

Es sei zum Schlusse noch bemerkt, daß die Kurvenverschiebung während der Entwicklungszeit nicht nur statistisch festgestellt wurde, sondern auch an Einzelindividuen verfolgt wurde. So wurden in Zucht VA 1 1915 sieben Plusindividuen nach der 2. Häutung isoliert. Nach der 3. Häutung waren zwei in Klasse VI, drei zwischen III und IV und eine in Klasse III. Nach der 4. Häutung war eine Klasse I, eine Klasse II, eine zwischen II und III, drei in III und eine in IV; nach der 5. Häutung waren dann vier in Klasse I gelangt, eine in Klasse II, eine in Klasse II—III und eine in III. Es ist wohl nicht nötig, diese Beispiele zu vermehren.

Es scheint nun, daß diese heterogene Beschaffenheit der Population bei den deutschen Rassen häufig vorkommt. Bei einer ganzen Anzahl von Lokalitäten stellten wir dies fest, aber nur bei noch zwei weiteren wurde es genauer statistisch untersucht. Wir können uns nun kürzer fassen, wenn wir die Daten für die beiden Rassen geben. In anderen somatischen Eigenschaften wie auch im Verhalten in den Intersexualitätsexperimenten scheinen diese deutschen Rassen identisch zu sein.

2. *Rasse Delitzsch*. Für diese sächsische Rasse gilt im wesentlichen das gleiche wie für die vorher besprochene. Auch hier zeigt die Population ein gewisses Maß von Variabilität in bezug auf den Thorakalfleck, während in allem übrigen die Raupen den Typus der deutschen Rassen haben. Hier ist aber der Thorakalfleck richtig weiß wie bei den japa-

nischen Rassen und gleicht dem Zustand, den wir bei F_1 -Bastarden zwischen Europäern und Japanern finden. Nach der 2. Häutung sah die Population so aus (1920, 17).

| | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|----|----|----|-----|----|---|----|-----|
| 2. | 30 | 24 | 20 | 17 | 6 | 3 | — |

Dies spricht sehr dafür, daß wir wieder eine Bastardzucht $Aa \times Aa$ vor uns haben. Daß dem so ist, beweisen die folgenden drei Selektionen, die daraus ausgeführt wurden:

I. Selektion Klasse I.

Nr. 1921, 65. Alle 100% Klasse I.

2. Selektion Klasse III, 1921, 66.

Auch diese Selektion zeigt das erwartete Resultat. Die Tiere Klasse III waren Aa , somit erhalten wir die Spaltung $1 : 2 : 1$.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|----|-------|-------|-------|-------|-------|------|-----|
| 2. | 28 | 5,33 | 18,67 | 21,33 | 21,33 | 5,34 | — |
| 3. | 42,42 | 12,12 | 18,18 | 24,24 | 3,04 | — | — |
| 4. | 38,3 | 17 | 34 | 10,7 | — | — | — |

3. Selektion Klasse V, 1922, 68.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|----|---|----|------|------|-------|-----|-----|
| 2. | — | — | 1,04 | 23,1 | 55,96 | 20 | — |
| 3. | — | — | 23,8 | 40,5 | 28,6 | 7,1 | — |
| 4. | 5 | 20 | 20 | 30 | 22,5 | 2,5 | — |

Hier haben wir also zweifellos die reinen AA -Tiere ausgewählt. Die auffallende Helligkeit einiger Individuen nach der 4. Häutung muß wohl auf einem Fehler bei der Aufnahme beruhen. Denn es waren nach der 2. Häutung alle Tiere Klasse VI isoliert worden und diese fanden sich nach der 4. Häutung alle in Klasse II—III. Das stimmt auch zu dem Verhalten in den Spaltungszuchten. Übrigens wurde bei dieser Rasse gerade dieser Punkt, nämlich die Verdunkelung, im Laufe der Entwicklung genau verfolgt, und sie sei deshalb als Typus für alle solche Fälle im folgenden illustriert. In Textabb. 12, 13 sind die dunkeln (Kl. I) und die hellen Tiere ($\pm V$) der Population von 1920 nach der 1. Häutung abgebildet. Einen Überblick über die Variationsbreite der ganzen Population nach der 2. Häutung gibt Abb. 14. Dann wurden Individuen der Klassen I, III, IV, V ausgewählt und getrennt gezüchtet. Die von Klasse I sehen nach der 3. und 4. Häutung so aus, wie Abb. 15, 16 zeigen. Die aus Klasse III variierten, wie Abb. 17

zeigt, nach der 4. Häutung zwischen Klasse I und II—III. Die aus Klasse IV ausgewählten variierten nach der 3. (Abb. 18) wie 4. Häutung (Abb. 19) zwischen Klasse I—IV. Endlich variierten die aus Klasse V ausgewählten zwischen II und V nach der 3. Häutung (Abb. 20) und zwischen II—IV nach der 4. Häutung (Abb. 21). Nach der 5. Häutung sind die hellsten Tiere in Klasse III, wie Abb. 22 rechts zeigt.



Abb. 12.

Ganz genaue Auskunft über den Verdunkelungsvorgang erhalten wir aber, wenn wir jede Raupe einzeln verfolgen. Das ist im Zusammenhang mit der später zu besprechenden Wachstumskurve geschehen und die Daten sind für 25—30 einzeln gezogene Individuen im Anhang Tabelle 5, I zu finden. Wir sehen da, wie gelegentlich ein helles Indi-

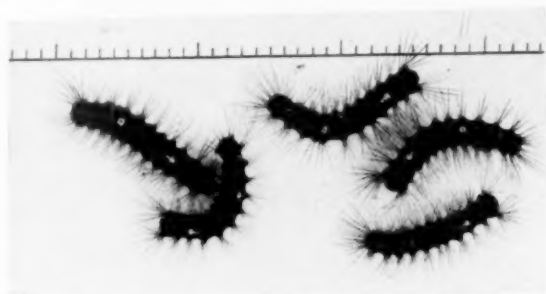


Abb. 13.

viduum wie Nr. 23 sich nicht verdunkelt, andere wie 6, 11, 29 ein wenig verdunkeln. Zufällig fehlen hier die Tiere, die stark dunkeln.

Alles in allem verhält sich also Delitzsch wie Schneidemühl, ein Unterschied besteht aber in dem Maße der Helligkeit der AA-Tiere und darin, daß sie im Laufe der Entwicklung weniger dunkeln als jene.

3. *Mutation.* Welches ist nun das Verhältnis der dunkeln zu den gemischten deutschen Rassen? Der Vergleich mit anderen europäischen Rassen zeigt, daß die dunkeln Raupen die charakteristischen

Europäer sind. Das Vorhandensein der gemischten Populationen deutet bereits darauf hin, daß die hellen Formen Mutanten der dunkeln sind. Tatsächlich ist nun diese Mutation auch in unseren Zuchten eingetreten, und zwar bei der vorher besprochenen Rasse Berlin. Diese Zucht hatte 1916 begonnen mit einem nicht ganz reinen Gelege, das



Abb. 14.

kurz erwähnt wurde. Die Frequenzkurve war — und zwar handelt es sich um 200 Individuen:

WB 69, 1916, Berlin Freiland.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|----|----|-----|-----|-----|-----|----|-----|
| 2. | 75 | 13 | 10 | 1,5 | 0,5 | — | — |
| 3. | 94 | 4 | 2 | — | — | — | — |
| 4. | 97 | 2,5 | 0,5 | — | — | — | — |

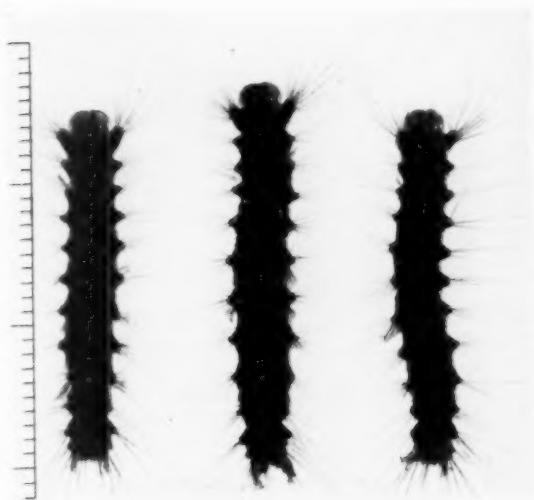


Abb. 15.



Abb. 16.

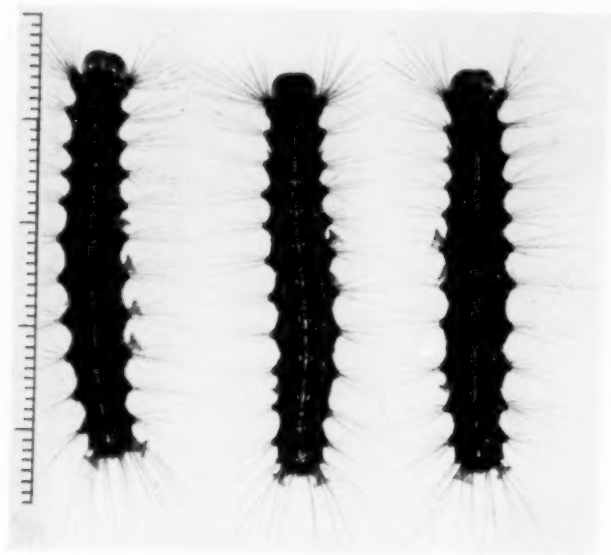


Abb. 17.

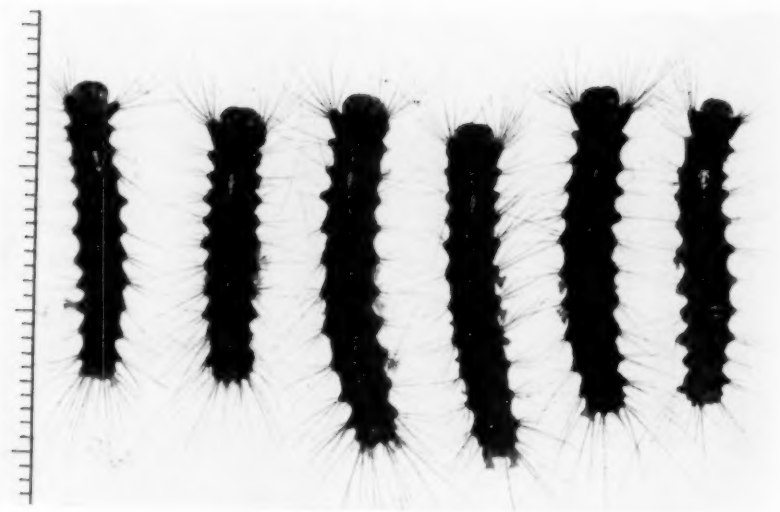


Abb. 18.

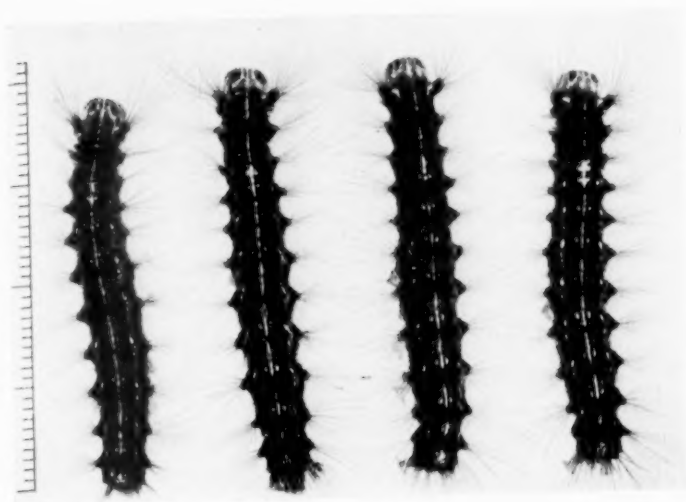


Abb. 19.



Abb. 20.

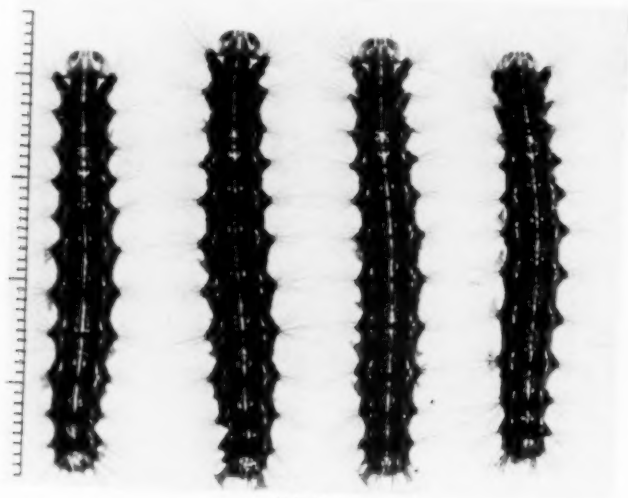


Abb. 21.

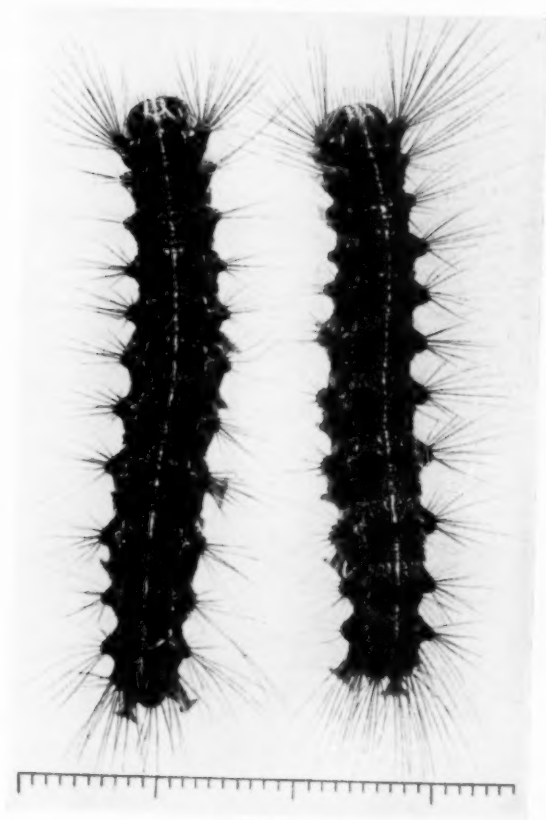


Abb. 22.

Diese Kurve konnte so zustande gekommen sein, daß entweder die Mutter von zwei ♂, darunter einem in Aa heterozygoten befruchtet worden war, oder daß eine Anzahl Geschlechtszellen aa zu Aa mutiert war. Die Nachkommenschaft wurde nur aus Tieren der Klasse I, also aa erzogen, und blieb tatsächlich vier Generationen hindurch völlig konstant in Klasse I. Aus der Reinzucht von 1920 wurde nun 1921 eine 5. Generation gezogen, die nun erstaunlicherweise völlig abweichend war, nämlich die folgenden beiden Gelege:

1921, 74 rein Berlin.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|----|------|------|------|------|----|------|-----|
| 2. | 45,2 | 1,4 | 6,5 | 14,5 | 14 | 10,1 | 8,3 |
| 3. | 50 | 10 | 19 | 12 | 7 | — | 2 |
| 4. | 63,3 | 11,4 | 18,2 | 7,1 | — | — | — |

1921, 74 A.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|----|------|-----|------|------|-----|------|------|
| 2. | 26,3 | 1 | 9,5 | 15,8 | 20 | 14,7 | 12,7 |
| 3. | 57,7 | 9,6 | 9,6 | 13,4 | 7,7 | 2 | — |
| 4. | 40 | 7,2 | 21,5 | 28,8 | 2,5 | — | — |

Der Vergleich mit früheren Daten zeigt sogleich, daß das erstere Gelege Aa × aa und das zweite Aa × Aa war. Es müssen also ein Teil der Geschlechtszellen eines der Eltern von aa zu Aa mutiert gewesen sein. Von der ersten Zucht waren übrigens auch Kulturen mit isolierten Raupen gemacht worden, die den statistischen Befund bestätigen und wieder im einzelnen den Vorgang der Klassenverschiebung demonstrieren. Die Daten finden sich im Anhang Tabelle 5 Nr. 2.

C. Die Süd- und Osteuropäer.

Von solchen Formen, die in ihrem Typus außerordentlich einheitlich und konstant waren und auch untereinander große Ähnlichkeiten zeigten, wurden teils länger, teils kürzer gezüchtet 1. eine Rasse aus Fiume, 2. eine Rasse aus der italienischen Schweiz (Südtessin), die mir Dr. E. Fischer in Zürich zur Verfügung stellte, 3. eine solche aus »Oberitalien«, die ich von Professor Harrison in Newcastle erhielt und 4. eine Rasse aus Sofia, Bulgarien, die mir Professor Popoff sandte. Alle diese Rassen besitzen helle Afterwolle, im Intersexualitätsexperiment verhalten sich die allein studierten 1, 2 und 4 jede anders.

1. Die Rasse Fiume. Diese Rasse ist außerordentlich charakteristisch und von allen anderen untersuchten Rassen typisch verschieden. Bei oberflächlicher Betrachtung mit bloßem Auge erscheinen die jungen Raupen fein längsgestreift. Dieser Eindruck kommt durch die charak-

teristische Anordnung der Abdominalzeichnung zustande. Die gut entwickelten drei hellen Flecke am Hinterende der Abdominal-segmente ziehen sich zu verwaschenen hellen Streifen aus, so daß mit den seitlichen hellen Bändern zusammen sieben Längsstreifensysteme



Abb. 23.

über Rücken und Flanken wegziehen. Abb. 13, 14 Taf. II von Individuen verschieden heller Ausprägung nach der 1. Häutung zeigen dies charakteristische Aussehen. Ein weiteres Kennzeichen der Rasse ist, daß die älteren Raupen mehr gelblich als grau erscheinen dadurch, daß beim Eintritt der Marmorierung der Haut das schwarze Pigment die gelbe Unterlage viel mehr durchschimmern läßt als bei den deutschen Formen. Hier herrscht aber eine beträchtliche Variabilität, die nach ihrem Auftreten in den verschiedenen Jahren zu schließen, eine Modifikation darstellt. Gelegentlich finden sich eben so graue Individuen wie die deutschen Formen. Die Mehrzahl der Tiere sieht nach der 4. Häutung so aus, wie es Abb. 15 Taf. IV darstellt. In einem Jahre, 1915, aber wurden auch eine ganze Anzahl Raupen erhalten, bei denen

so wenig schwarzes Pigment vorhanden war, daß sie das merkwürdige Aussehen hatten, das in Abb. 16 Taf. IV nach der 5. Häutung dargestellt ist.

Sehr charakteristisch ist auch das Verhalten des 3. Thorakalsegmentes. Bei Betrachtung mit bloßem Auge wird man ohne weiteres

die Tiere der Färbungsklasse I einordnen, da ein eigentlicher weißer Fleck nicht vorhanden ist. Bei Lupenbetrachtung zeigt sich aber, daß auf dem 3. Segment sich auch die Zeichnungselemente der Abdominal-segmente finden, nämlich die verwaschene Mittellinie und die beiden seitlich davon gelegenen hellen Flecke je am Vorder- und Hinterrand des Segmentes. Diese Zeichnungselemente können ganz schwach und undeutlich sichtbar sein, sie können aber auch bei Plusindividuen deutlich zu einer Art Längsstreifen verbunden sein, wie es das Tier in Abb. 13 Taf. II zeigt. In einigen extremen Fällen kann die Verschmelzung so weit gehen, wie in Abb. 14 Taf. II. In den Abbildungen tritt aber diese Zeichnung viel deutlicher hervor als in Wirklichkeit. Auf einer Photographie wäre sie kaum zu erkennen, im Gegensatz zu den so deutlich hervortretenden richtigen hellen Flecken. In meinen Protokollen habe ich die hellsten Individuen mit Klasse III bezeichnet. Dr. Seiler hat im ersten Jahre sie bis zur Klasse VI hinauf klassifiziert, später aber, als er auch das Vergleichsmaterial gut kannte, kam er zur gleichen Einteilung wie ich. Tatsächlich sollte man diese bei den Japanern wie ihren Bastarden fehlenden Typen als IIb und IIIb unterscheiden. Im Laufe der Häutungen kommen dann alle Individuen in die Klasse I, wie Abbild. 15 Taf. IV nach der 4. Häutung zeigt und ebenso das Photo Textabb. 23. Wir können uns wohl die Wiedergabe der genauen Aufnahmen in vier Generationen schenken und geben nur ein Beispiel, nämlich VB 4, 1915:



Abb. 21.

| | I | IIb | IIIb |
|----|-------|-------|-------|
| 1. | 62,38 | 16,83 | 20,79 |
| 2. | 79,20 | 12,87 | 7,92 |
| 3. | 86,51 | 8,98 | 4,49 |
| 4. | 97,12 | 2,73 | — |

2. Die Rassen *Oberitalien, Tessin und Sofia*. Hier können wir uns kurz fassen, da diese Rassen nicht zu ausgedehnten Versuchen benutzt wurden. Die Oberitaliener ähneln am meisten den Fiumanern, insofern

als eine starke Neigung zur Längsstreifung vorhanden ist, die auch auf das 3. Thorakalsegment übergreift. Alle Individuen sind in den drei

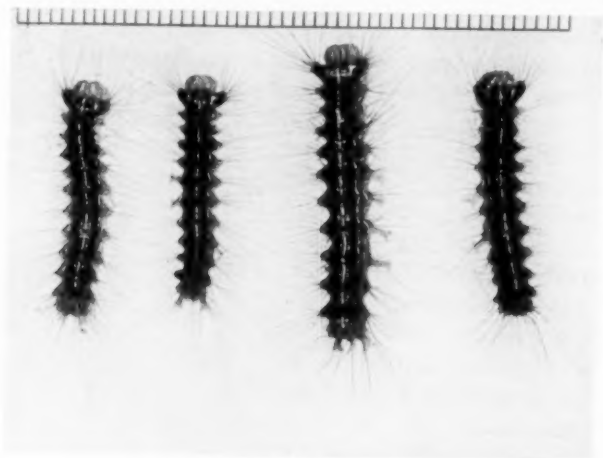


Abb. 25.

ersten Färbungsklassen und werden später alle Klasse I ohne aber so hell zu werden wie die Fiumaner. Da wir von den letzteren keine voll-



Abb. 26.

ständigen Photogramme besitzen, so seien wenigstens von den Oberitalienern Abbildungen in Textabb. 24—27 gegeben. Die Tessiner und Bulgaren sind ähnlich, aber in der Grundfarbe etwas dunkler.

b) Die japanischen Rassen.

Alle japanischen Rassen sind durch starkes Hervortreten der hellen Zeichnung charakterisiert. Um sie analysieren zu können, ist es nötig, nunmehr diese Zeichnung etwas genauer zu betrachten als bisher.

A. Allgemeines über die helle Zeichnung.

Wir sehen hier vollständig von den charakteristisch gefärbten Warzenreihen und der Behaarung ab. Ein weiteres Zeichnungselement, das wir im weiteren nicht berücksichtigen werden, sind die roten Flecke in der Mittellinie der Segmente, auf denen die charakteristischen Trichterwarzen stehen und die ja an den farbigen Bildern deutlich zu sehen sind. Ausgezeichnet ist unter diesen der Fleck auf dem Genitalsegment (8), der größer und heller ist und häufig in die Fleckenzeichnung einbezogen wird.

Die Fleckenzeichnung setzt sich nun aus folgenden Elementen zusammen. Die ideale Grundlage der ganzen Zeichnung ist ein System von weißen Punkten und Flecken, deren Verteilung Abb. 28 schematisch zeigt. Auf der Rückenseite eines jeden Segmentes können sich im Idealfall zunächst rechts und links je ein Längstreifen befinden. Sodann finden sich am Vorderrand eines jeden Segmentes ein medianer und zwei laterale Flecken, die Vorderrandsflecken. Ihnen gegenüber finden sich am Hinterrande des vorhergehenden Segmentes drei entsprechende Flecken, die Hinterrandsflecken. Die mittleren dieser Flecken sind es, die dazu neigen, Strichform anzunehmen und so den mittleren Rückenstreifen hervorzubringen. Abweichend sind die Verhältnisse am dritten Thorakalsegment; hier sind außer den je drei Vorder- und Hinterrandsflecken noch zwei dazwischen liegende Reihen von drei Flecken vorhanden, gerade als ob dieses Segment aus zweien verschmolzen wäre. Im 8. Segment ist, wie wir schon erwähnten, der rote Genitalfleck zu beachten. Auf Grund dieses Fleckensystems baut sich nun die ganze Zeichnung auf, indem die einzelnen Flecken schwächer werden oder fehlen (dunkle Raupen) oder indem sie sich vergrößern und zusammenfließen (helle Raupen).



Abb. 27.

Dieser Vorgang ist für das 3. Thorakalsegment, das Genitalsegment und die übrigen Segmente getrennt zu betrachten. Auf den Abbildungen der Taf. I—V wie den Photographien der folgenden Textabbildungen sind die Einzelheiten ohne weiteres abzulesen und leicht mit dem Grundschemata Abb. 28 zu vergleichen. Was zunächst die gewöhnlichen



Abb. 28.

Segmente betrifft, so ist, vom Genitalsegment abgesehen, die Ausbildung der Randflecken im 4. und 5. Segment am stärksten und nimmt dann nach hinten ab. Das 1. und 2. Körpersegment ist stets schwächer gezeichnet, so daß bei ihm die typischen Flecken überhaupt erst bei den hellen und hellsten Typen auftreten. Sind die Raupen sehr dunkel, dann fehlen die Hinterrandsflecken vollständig. Nur im vorletzten Körpersegment bleiben sie häufig erhalten. Die Vorderrandsflecken können in solchen Fällen auch in den hinteren Segmenten fehlen. Wir hörten aber bereits, daß bei den dunkeln Europäern, besonders den Südeuropäern, an Stelle deutlicher Hinterrandsflecken oft verwaschene Längsstriche auftreten. Die Vorderrandsflecken neigen nun schon bei dunkler Zeichnung im 4. und 5. Segment dazu, miteinander zu einem charakteristischen Fleck von der Gestalt einer Flügelschraube zu verschmelzen. Mit fortschreitender Aufhellung greift dieser Vorgang auch auf die folgenden Segmente über, wobei sich der Fleck immer mehr zu einer Art Querband vergrößert. Dies trifft für alle Segmente zu mit Ausnahme des 1. und 2., in denen nie Vorderrandsflecken beobachtet wurden. Die Hinterrandsflecken sind im allgemeinen etwas in der Entwicklung hinter den Vorderrandsflecken zurück und sie neigen auch weniger zur Verschmelzung. Bei den hellsten Typen aber verschmelzen sie besonders gern in den hinteren Segmenten zu breiten Bändern. Erst bei den hellsten Raupen erscheinen die Hinterrandsflecken auch auf dem 2. Segment und schließlich

noch vor ihnen ein Fleck, der ein Stück Mittelstreif darstellt. Im einzelnen gibt es zweifellos eine gewisse Variation in der relativen Ausbildung der Fleckensysteme bei einem bestimmten Helligkeitstyp. Diese Variation ist aber sehr geringfügig und macht niemals den Eindruck, als ob es sich um eine Rekombination unabhängiger Faktoren handele. Vielmehr erscheint die Gesamtfleckung als Einheit hell, dunkel usw. Wir haben gelegentlich diese kleine Variation auch statistisch aufgenommen, sie ging dabei nicht über das hinaus, was von einer Fluktuation zu erwarten ist.

Das Genitalsegment zeichnet sich nun dadurch aus, daß hier bei den helleren Färbungstypen die Randflecken mit dem Genitalfleck zu einer Einheit verschmelzen. Und da dieser Fleck häufig zu orange oder hellgelb aufgehellert ist, nimmt er an der Bildung einer hervorstechenden hellen Markierung des Genitalsegmentes teil. Es war mir nicht möglich, Klarheit über die Färbung des Genitalfleckes zu erhalten. Bei den helleren Formen ist er stets hell, bei den übrigen aber kann er rot, orange oder gelb sein. Aus der Verteilungsart gewinne ich den Eindruck, daß es sich hier um ein selbständig mendelndes Element handelt, während die ganze übrige Zeichnung als Einheit vererbt wird. Nur ein Selektionsversuch wurde ausgeführt in einer Zucht, die den gelben und roten Fleck enthielt. Aus Tieren mit gelbem Fleck wurde Nachkommenschaft mit zur Hälfte gelbem bzw. rotem Fleck erhalten. Bei den helleren Typen verschmelzen zunächst die Vorderandflecken so mit dem Genitalfleck, daß sie ihm wie Hörner ansitzen. Bei den noch helleren Typen wird die Verschmelzung eine noch innigere und schließlich beim hellsten Typ gliedern sich auch noch die Hinterandflecke an.

Als wichtigstes Element müssen wir den Fleck auf dem 3. Thorakalsegment, den Thorakalfleck, getrennt besprechen, der, wenn vorhanden, das mehr oder minder umfangreiche Verschmelzungsprodukt der im Schema gegebenen Zeichnungselemente ist. Zunächst ist festzustellen, daß die Ausbildung dieses hellen Fleckes im großen ganzen mit der Helligkeit der übrigen Zeichnung korreliert ist und auch korreliert vererbt wird. Auch hier liegt eine gewisse Variation vor. Aber ein Blick auf die Abbildungen zeigt, daß, als Ganzes genommen, heller Thorakalfleck und helle Abdominalzeichnung Hand in Hand gehen. Das ist ja auch nicht zu verwundern, da es sich ja bei beiden um die gleichen segmentalen Zeichnungselemente handelt, und wir auch z. B. vom Seidenspinner wissen, daß solche segmentalen Zeichnungen als Einheit vererbt werden. Tatsächlich habe ich unter den Hunderttausenden von Raupen niemals ein Tier erhalten, das (im Gefolge von Spaltung oder Faktorenaustausch gekoppelter Faktoren) eine Trennung der beiderlei Zeichnungselemente gezeigt hätte. Ein solches Individuum müßte so auffallend sein, daß es der Beobachtung kaum entgangen wäre. Dies ist nun sehr wichtig, denn wir leiten daraus die Berechtigung ab, die ganze Zeichnung außer dem Thorakalfleck zu vernachlässigen und die Erbuntersuchung lediglich auf dieses vorstechendste und statistisch am besten faßbare Merkmal zu beschränken.

Der Thorakalfleck erscheint nun in sehr verschiedener Ausbildung je nach der Rasse, der Kreuzung und dem Entwicklungsstadium. Wir sahen schon früher, wie ein heller Fleck im Laufe der Häutungen bei reinen Rassen wie bei Bastarden sich verdunkelt oder auflöst. Dabei

entstehen nun verschiedene Konfigurationen des Fleckes, die wir nach der Quantität der hellen Fläche in Klassen geteilt haben. Diese verschiedenen Konfigurationen des Fleckes sind nun nicht zufällig be-

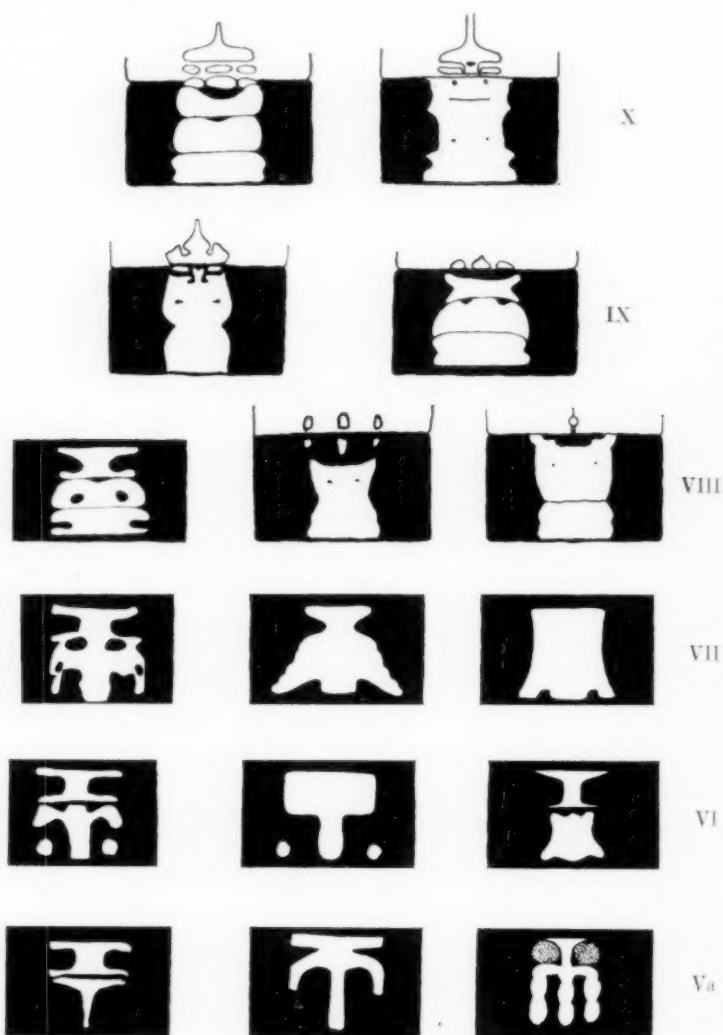


Abb. 29.

dingte, sondern werden davon beherrscht, daß der Fleck im Maximum aus den viermal drei Punktreihen (s. Textabb. 28) entsteht. Diese Punkte sind dann die Zentren, von denen die Verschmelzung ausgeht

bzw. zu denen die Auflösung zurückkehrt. Wenn also auch die bei der Auflösung des Fleckes entstehenden Figuren oft recht mannigfaltig erscheinen, so lassen sie doch stets die genannte Gesetzmäßigkeit erkennen. Bei unseren Untersuchungen nach 1915 haben wir die bisher benutzte Einteilung der Helligkeit des Fleckes in sieben Klassen auf zehn Klassen erweitert. In den einzelnen Klassen wurden noch mancherlei Unterklassen unterschieden und registriert, die aber im folgenden einfach ihrer Klasse eingeordnet werden. Daß die Klasseneinteilung und die Einordnung der Untertypen den natürlichen Verhältnissen entspricht, geht übrigens daraus hervor, daß Dr. *Seiler* und ich selbständig zur gleichen Einteilung kamen.

Beim hellsten Typ findet sich auf dem 3. Thorakalsegment eine Figur, die etwa der Profilansicht eines Schachbretturmes entspricht. Sie kommt dadurch zustande, daß sämtliche Bestandteile des Thorakalfleckes vorhanden und verschmolzen sind. Dementsprechend zeigt der Fleck, wie Textabb. 29 zeigt, auch eine Zusammensetzung aus vier Abschnitten. Der vorderste entspricht den drei Vorderrandflecken, der hinterste den Hinterrandflecken und die beiden mittleren den zwei im Schema Textabb. 28 angegebenen Fleckengruppen. Es sei gleich bemerkt, daß die hier mit dem Thorakalfleck verschmolzenen Vorderrandflecken überhaupt nur bei den höchsten Helligkeitsgraden angetroffen werden, ebenso wie die davor liegenden Hinterrandsflecken des 2. Segmentes. Dieser hellste Typ heißt Klasse X. In Klasse IX sind auch noch die vier Bestandteile des Thorakalfleckes vorhanden, aber die Vorderrandflecken sind nicht verschmolzen, sondern mehr getrennt erhalten. Ihnen entgegen erstreckt sich rechts und links ein Zinken vom Thorakalfleck aus, der im übrigen meist deutlich dreiteilig erscheint. Der nächst dunklere Typ VIII variiert um einen Fleck von der Form wie ihn die Abbildung zeigt. Stets ist der Hinterrand des Fleckes von einer geraden Linie begrenzt. Nach vorn sind die erwähnten Zinken vorhanden oder fehlen. Die Vorderrandflecken sind entweder ganz rudimentär oder fehlen.

Mit der nun folgenden Klasse VII beginnt die Auflösung des Thorakalfleckes in seine Bestandteile vom Hinterrand her. Diese Klasse charakterisieren wir dadurch, daß der Hinterrand des Fleckes nicht mehr geradlinig abschneidet, sondern durch zwei Einbuchtungen des dunkeln Grundpigmentes dreizackig wird, was den Beginn des Sichtbarwerdens der drei Hinterrandflecken bedeutet. Im übrigen ist der Fleck noch gleichmäßig hell entwickelt. Mit der nun folgenden Klasse VI, in der die weitere Auflösung des Fleckes beginnt, fangen die vielen Varianten des Typus an, die sich hauptsächlich bei den Bastarden finden. Sie kommen dadurch zustande, daß die Auflösung des Fleckes nicht immer von vorn nach hinten fortschreitet, sondern

auch an den Seiten einsetzen kann. Als Typus für Klasse VI benutzen wir die Stufe, die die Abbildung zeigt. Die beiden seitlichen Hinterrandsflecken sind selbständig geworden, der mittlere hängt noch mehr oder weniger mit dem Hauptteil des Fleckes zusammen. Als verschiedene Plus- und Minustypen der Klasse wurden nach ihrem Helligkeitswert (die in Textabb. 29 gezeichneten Typen) gerechnet, die, wie schon gesagt, gesondert protokolliert sind, dann aber alle in Klasse VI einbezogen wurden. Die Berechtigung dazu ergibt sich aus einem Überblick über die ganze Serie der Typen. Als Typus für Klasse V

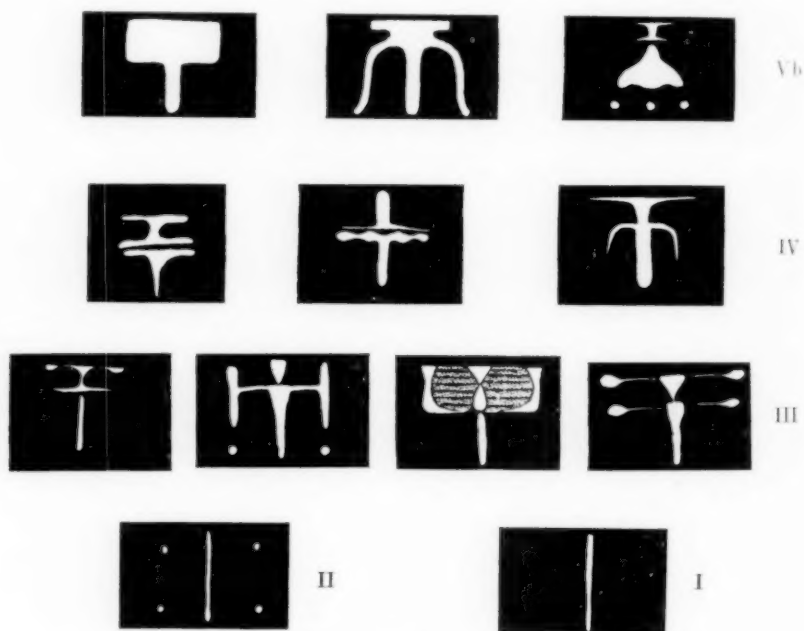


Abb. 30.

nehmen wir die geradlinige Fortsetzung der Serie, nämlich einen Typ, bei dem die seitlichen Hinterrandsflecken ganz oder fast ganz verschwunden sind, während der mittlere noch im Zusammenhang mit dem Hauptfleck erhalten ist. Der Hauptfleck kann noch viereckig sein, neigt aber meist schon zu einer Auflösung, die vorzugsweise zu den verschiedenartigen Kreuzfiguren führt, die in Va Vb abgebildet sind. In Klasse IV (Abb. 30) ist dann fast immer der Hauptfleck im Begriff, sich in seine zweimal drei Flecken zu zerlegen, was zu allerlei zart-schenkligen Kreuzfiguren führt, die die Abbildung zeigt. Ihr fortschreitender Zerfall in die sechs Fleckchen, die dann noch mehr oder

weniger fein miteinander verbunden sind, charakterisiert Klasse III. In Klasse II endlich sind außer dem mehr oder minder deutlichen Mittelstrich noch in verschiedenen Varianten seitliche Punkte erhalten, die dann in Klasse I ebenfalls fehlen. Nunmehr können wir uns der Beschreibung der untersuchten japanischen Rassen zuwenden.



Abb. 31.

B. Die Südjapaner.

Das eigentliche japanische Hauptland besteht (s. Textabb. 31) aus drei Inseln: Im Süden Kyushiu, die Hauptinsel Hondo und das nördliche Hokkaido. Von den studierten Lokalitäten zeigt das auch sonst tiergeographisch abweichende Hokkaido eine besondere Rasse; charakteristisch verschieden sind ferner die Rassen der Südinsel und des

Hauptlandes. Es scheint aber, daß die Formen, die sich auf Kyushu finden, auch noch den südlichen Teil von Hondo bis Kyoto einnehmen. Diese drei Haupttypen unterscheiden sich nicht nur in den Raupencharaktern, sondern auch ganz typisch im Verhalten in den Intersexualitätsexperimenten. Aus SüdJapan wurde mehr oder weniger gründlich Material von Kumamoto, Fukuoka und Kyoto studiert.

1. *Die Rasse Kumamoto.* Von dieser schönen Rasse wurden in Japan 1914 zunächst drei Zuchten aufgenommen, die sich sehr ähnlich verhielten, aber doch eine kleine Fluktuation zeigten. Bei der einen Zucht fanden sich alle Individuen in Klasse VIII und IX nach der 1. Häutung (nähere Angaben fehlen, da die beiden Klassen damals nicht unterschieden wurden). In Abb. 17 und 18 Taf. II ist je ein Plus- und Minustier dieser Zucht nach dem Leben abgebildet. Diese

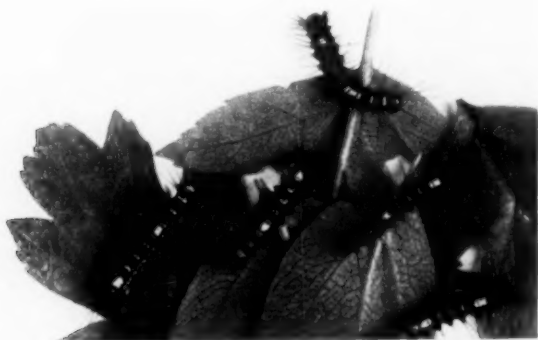


Abb. 32.

Färbung blieb durch alle Häutungen durch, die ausgewachsenen Raupen erscheinen daher immer noch so hell wie in keiner anderen Rasse. Abb. 19 Taf. IV zeigt eine solche Raupe nach der 4. Häutung, allerdings nach einem Tier der nächsten Generation gezeichnet. In der zweiten Zucht gleicher Art war der Durchschnitt der Tiere ein wenig dunkler, indem eine kleine Fluktuation nach der Klasse VII hin bemerkbar war. In der dritten Zucht war der Durchschnitt sogar in Klasse VII, der die meisten Tiere angehörten. Die späteren Zuchten, einschließlich einer 1919 neu importierten, zeigen, daß unter natürlichen Bedingungen die Rasse dauernd die Färbungsklasse VII—IX zeigt. Zur Illustration dienen die Photographien der letztgenannten Zucht 1920, 1, die die Tiere mit ihrer Variationsbreite von 1.—5. Häutung zeigen. Zu den Bildern Textabb. 32—36 sei nur bemerkt, daß in 33 rechts sich ein Individuum Klasse VII und in der Mitte oben eins Klasse IX befindet.



Abb. 33.

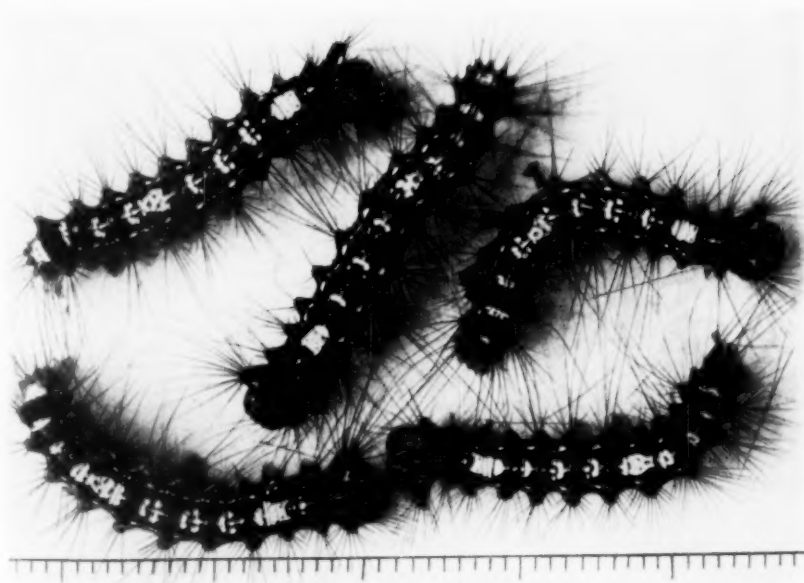


Abb. 34.

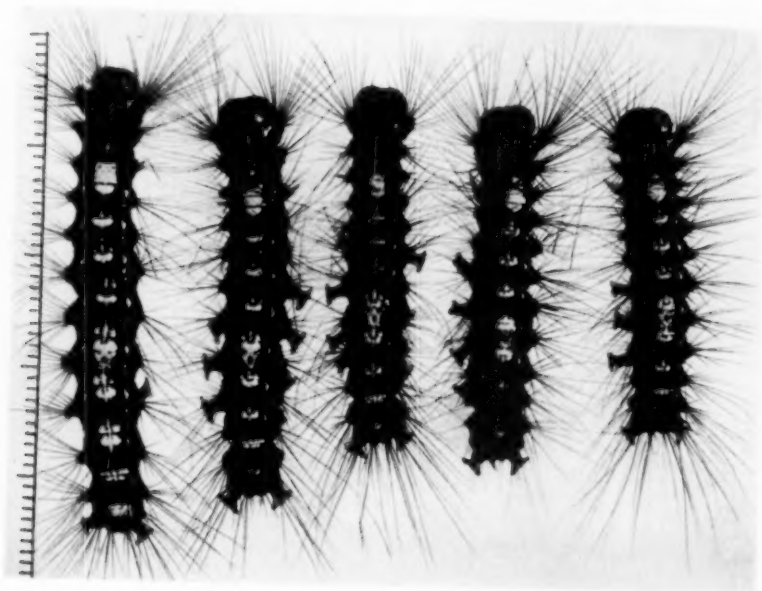


Abb. 35.

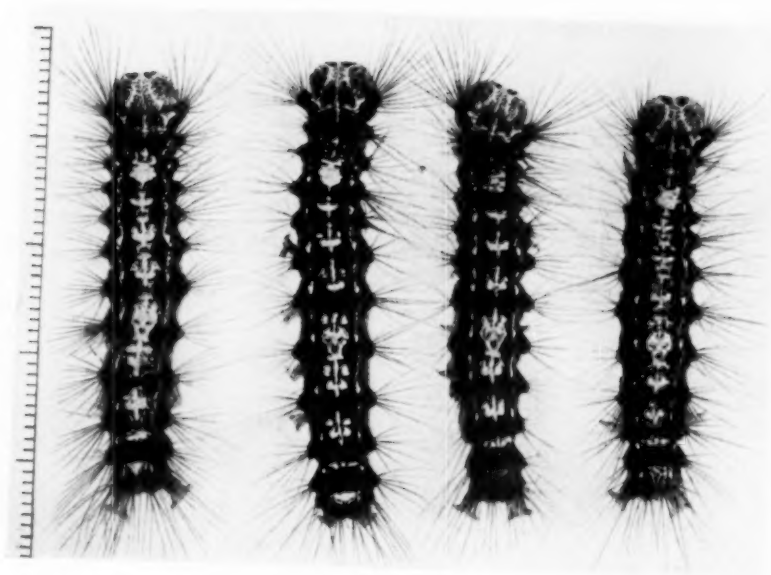


Abb. 36.

Von der hellsten Zucht 1914 stammen dann alle weiteren Generationen ab. Folgendes sind zunächst die Statistiken:

2. Generation VB 23, 1915.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|----|---|----|-----|----|---|----|------|-------|----|---|
| 1. | — | — | — | — | — | — | — | 100 | — | — |
| 2. | — | — | — | — | — | — | — | 100 | — | — |
| 3. | — | — | — | — | — | — | 0.09 | 99.09 | — | — |
| 4. | — | — | — | — | — | — | 0.59 | 99.41 | — | — |
| 5. | — | — | — | — | — | — | — | 100 | — | — |

Klasse VIII und IX waren hier noch nicht unterschieden. Die wenigen Tiere in Klasse VII waren 2 unter 202 bzw. 1 unter 167.

2. Generation VB 26, 1915.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|----|---|----|------|------|---|----|------|-------|----|---|
| 2. | — | — | 0,40 | 0,40 | — | — | 5,83 | 93,33 | — | — |
| 3. | — | — | — | 0,50 | — | — | 7 | 92,50 | — | — |
| 4. | — | — | — | — | — | — | 3,57 | 96,42 | — | — |
| 5. | — | — | — | — | — | — | 5,79 | 94,20 | — | — |

Wegen der wenigen abweichenden Individuen, die später starben,
s. unten.

3. Generation. WB 72, 1916.

[illegible]

4. Generation. XB 5, 1917.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|----|---|----|------|----|---|------|------|------|-------|---|
| 2. | — | — | — | — | — | — | — | — | 100 | — |
| 3. | — | — | — | — | — | — | — | — | 100 | — |
| 4. | — | — | 1.09 | — | — | 1.09 | 5.39 | 9.89 | 82.42 | — |

5. Generation. YB 5, 1918.

[illegible]

6. Generation. ZB 7, 1919.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|----|---|----|-----|----|---|----|-----|------|-----|---|
| 2. | — | — | — | — | — | — | — | — | 100 | — |
| 3. | — | — | — | — | — | — | — | — | 100 | — |
| 4. | — | — | — | — | — | — | — | — | 100 | — |
| 5. | — | — | — | — | — | — | — | — | 100 | — |

Diese Tabellen zeigen, daß die Rasse Kumamoto im allgemeinen konstant hell blieb. Nur einzelne Ausnahmen sind von der Regel zu bemerken: In der vierten Generation haben sich einige Tiere nach der 4. Häutung etwas verdunkelt. Dies ist sehr bemerkenswert. Ich möchte glauben, daß die Erklärung die ist: Wenn wir uns die später in Textabb. 130, 131 gegebenen Kurven betrachten, so ergibt sich, daß die durch den Vergleich mit allen anderen Rassen gewonnene Auffassung des Verhaltens der Rasse Kumamoto, also Hellbleiben durch die ganze Entwicklung, so aufzufassen ist, daß hier zwar die Verdunkelungsreaktion auch stattfindet, daß sie aber so langsam fortschreitet, daß sie keinen sichtbaren Effekt ausübt. Ist dem so, so ist es wohl vorstellbar, daß gelegentlich unter dem Einfluß äußerer Bedingungen eine Anzahl Minustiere sich doch noch etwas verdunkeln. Daß diese Erklärung richtig ist, schließe ich daraus, daß in der erwähnten 1919 neu importierten Kumamotorasse, die sich übrigens auch in den Intersexualitätsexperimenten anders verhielt, einzelne Individuen in zwei aufeinander folgenden Generationen nach der 5. Häutung nach Klasse V gingen. Diese Vorkommnisse bilden also eine Art Übergang zu dem Verhalten der Rasse *japonica* X, die wir eingangs genau besprochen.

Das zweite besondere Vorkommnis ist das Auftreten einzelner dunkler Individuen schon in den jungen Raupen der zweiten Generation. Im gleichen Jahre war ein weiteres Gelege der gleichen Art gezogen worden, das aber an der Polyederkrankheit ausstarb, und auch hier fand sich ein dunkles Individuum. Da es sich nach der 1. Häutung um maximal 9 dunklere Tiere unter 248 handelte, von denen übrigens 6 als Klasse V registriert sind, also nur schwach verdunkelt waren, so dürfte wohl eine Mutation des Faktors A zu a bei einigen Geschlechtszellen vorgelegen haben. Da alle mutierten Individuen starben, konnten sie nicht extrahiert werden. Es sei übrigens bemerkt, daß die Rasse Kumamoto, die am meisten von den europäischen aberrante, auch die empfindlichste ist. Sie ist mir nun schon zum dritten Male ausgestorben.

2. Rasse *Fukuoka* vom nördlichen Teile der Insel Kyushiu. Die Raupen gleichen darin den Kumamototieren, daß sie während ihres ganzen Lebens hell bleiben. Sie sind, wie Abb. 20 Taf. II zeigt, im Durchschnitt dunkler wie die Kumamotoraupen. Der Thorakalfleck

findet sich in den Klassen VI—VIII, und zwar waren es im konkreten Falle U 15, 1914, 12 Individuen Klasse VI, 463 Klasse VII, 303 Klasse VIII. Die Rasse, die sich auch in den Intersexualitätsexperimenten als interessant erwies, wurde leider nur in einer Generation erhalten.

3. *Rasse Miken südlich von Kyoto.* Auch diese Rasse bleibt durch alle Häutungen hindurch hell, und zwar in den Klassen VII und VIII. Ein Individuum der Klasse VII ist in Abb. 21 Taf. II abgebildet. Auch diese Rasse wurde nicht weiter verfolgt.

C. Die Mitteljapaner.

Als solche bezeichnen wir die Rassen, die wir von dem mittleren und nördlichen Teile der Hauptinsel erhielten, Rassen, die sich in den Intersexualitätsversuchen als näher verwandt erwiesen.

1. *Rasse Gifu.* Aus der Provinz um Gifu erhielten wir mehrere Male Material, das sich durchaus als charakteristisch und in verschiedenartigen Merkmalen konstant erwies. Wir betrachten hier wieder nur die Raupenfärbung. Die jungen Raupen sind viel dunkler als die Süd-japaner. Der Thorakalfleck fluktuiert zwischen Klasse VI—VIII, und zwar waren es in der Ausgangszucht U 31, 1914, 120 Individuen Klasse VI, 424 Klasse VII, 54 Klasse VIII. In Abb. 22 Taf. II ist ein Minustier, dunkle Klasse VI abgebildet. Im Laufe der Entwicklung verdunkeln sich nun diese Raupen durch Auflösung der hellen Flecken, so daß sich bereits nach der 4. Häutung eine Fluktuation nach Klasse I hin erstreckt und nach der 5. Häutung fast alle Individuen dunkel sind und den Europäern sehr ähnlich erscheinen. In Abb. 23 und 24 Taf. II sind je ein Plus- und Minusindividuum nach der 4. Häutung abgebildet. Die Bilder zeigen sogleich, daß die Klassifizierung der Individuen nach der 4. Häutung sehr schwierig ist. Die Auflösungsfiguren der hellen Zeichnung, die gerade bei dieser Rasse durch das Vordringen der dunkeln Marmorierung in eigenartiger Weise zerfressen wird, gehen so ineinander über, daß sie nur sehr schwer zu charakterisieren sind. Tatsächlich sind Tiere, die nach der Ausdehnung des Thorakalflecks noch als Klasse V oder gar VI registriert sind, auch fast dunkle Tiere, die nach ihrem Gesamthabitus eigentlich III genannt werden sollten. Die Kurven des vierten und fünften Stadiums sind eigentlich nach links zu verschieben. Zunächst geben wir wieder die nackten Statistiken:

2. Generation. VB 29, 1915.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|----|-------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|----|---|
| 1. | — | — | — | — | — | 2 | 16 | 82 | — | — |
| 2. | — | — | — | — | — | 1,02 | 19,90 | 79,08 | — | — |
| 3. | — | — | — | — | — | 11,58 | 45,79 | 42,36 | — | — |
| 4. | 11,40 | 6,04 | 11,40 | 18,79 | 40,94 | 10,74 | 0,67 | — | — | — |
| 5. | 82,29 | 8,40 | 5,34 | 3,82 | — | — | — | — | — | — |

VA 8, 1915.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|----|-----|-----|------|----|-----|------|------|------|------|---|
| 2. | — | — | — | — | — | — | 11,8 | 57 | 31,2 | — |
| 3. | — | — | — | — | 1,4 | 35,2 | 33,8 | 28,2 | 1,4 | — |
| 4. | 3,6 | 7,2 | 14,4 | 18 | 25 | 22,8 | 9 | — | — | — |
| 5. | 100 | | — | — | — | — | — | — | — | — |

3. Generation.

Aus der vorhergehenden Zucht wurden nach der 4. Häutung die Tiere aus Klasse I ausgelesen und allein fortgepflanzt, um festzustellen, ob etwa die Variation in dem Maße der Verdunkelung nach der 4. Häutung auf der Anwesenheit besonderer Erbfaktoren beruht:

WA 61, 1916. Minusselektion nach der 4. Häutung.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|----|-----|----|-----|----|-----|-----|------|------|----|---|
| 2. | — | — | — | — | 1,7 | 5,3 | 18,6 | 74,7 | — | — |
| 3. | — | — | — | — | — | 13 | 32 | 55 | — | — |
| 4. | 3 | 6 | 6 | 27 | 36 | 16 | 6 | — | — | — |
| 5. | 100 | | — | — | — | — | — | — | — | — |

Man sieht, daß die Selektion erfolglos war. Aus dieser Zucht wurde dann nach der 4. Häutung eine Plusselektion ausgeführt, die wieder wirkungslos war. Eine zweite Zucht von 1916 war durchschnittlich etwas heller als die bisherigen:

WB 53, 1916.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-----|-------|-------|---|
| 2. | — | — | — | — | — | — | — | — | 100 | — |
| 3. | — | — | — | — | — | — | — | 13,33 | 86,67 | — |
| 4. | — | — | 2,08 | 2,08 | 8,33 | 18,75 | 25 | 37,50 | 6,25 | — |
| 5. | 26,32 | 10,52 | 21,05 | 15,79 | 26,32 | — | — | — | — | — |

Nach der dritten Generation starb diese Rasse aus. Wie die Statistiken zeigen, zeigt die Rasse eine beträchtliche Ähnlichkeit mit der eingangs besprochenen Rasse *japonica* X, mit dem Unterschied, daß die Verdunkelung nach der 4. Häutung noch ausgesprochener ist. Man könnte in dieser Beziehung bisher die Reihe Kum.-Jap. X-Gifu aufstellen. Es bleibt aber eine Besonderheit der Rasse Gifu, auf die auch in jedem einzelnen Protokoll immer wieder hingewiesen wurde, daß die Marmorierung der späteren Raupenstadien viel rötliches Pigment enthält, so daß im einzelnen die dunklen Tiere doch sich stark von den Europäern unterscheiden.

Im Jahre 1919 erhielt ich neues Material von zwei anderen Lokalitäten der Provinz Gifu. Als Ganzes betrachtet (auch in den Intersexualitätsversuchen und den zeitlichen Verhältnissen des Entwicklungszyklus) erwiesen sich die beiden Formen als typisch mit der ursprünglichen Gifurasse übereinstimmend. Ein Unterschied aber bestand darin, daß die Verdunkelung der Zeichnung in den späteren Stadien eine viel geringere war, obwohl die jungen Raupen im Durchschnitt eher etwas dunkler waren. Das Gesamtergebnis war:

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | XI | X |
|----|---|------|------|------|------|-------|-------|-------|----|---|
| 2. | — | — | — | — | 5,29 | 15,75 | 42,25 | 36,75 | — | — |
| 3. | — | — | — | — | 14,3 | 25,2 | 47,3 | 13,2 | — | — |
| 4. | — | — | 2,67 | 16 | 28 | 24 | 28 | 1,33 | — | — |
| 5. | 3 | 5,19 | 23,6 | 46,8 | 11,8 | 5,9 | 3 | — | — | — |

Da von der alten Gifurasse keine Photogramme vorliegen, seien sie von dieser Rasse gegeben in Textabb. 37—43. In Textabb. 38 erkennt man deutlich Individuen der Klassen VI—VIII, in Textabb. 39 ist nach der 3. Häutung auch eines von Klasse V. In Textabb. 40 nach der 4. Häutung sind Individuen von III—IV, VI und VII dargestellt. Textabb. 42 gibt nach der 5. Häutung ein Individuum der

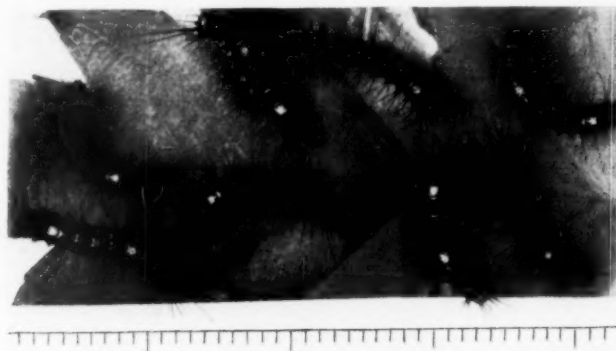


Abb. 37.

Klasse V und eines Klasse II—III. In Textabb. 41 haben wir stärker vergrößert das Vorderende eines Tieres nach der 4. Häutung, um die Auflösung des Thorakalfleckes durch das eindringende Pigment zu zeigen und endlich in Textabb. 43 eine stärker vergrößerte Raupe nach der 5. Häutung. Sie soll das Wesen der Marmorierung zeigen und die Art wie noch auf dem 3. Segment ein Thorakalfleck der Klasse VI unter dem Pigment, das ihn verdrängt, erkennbar ist. Solche Tiere, die mit



Abb. 38.

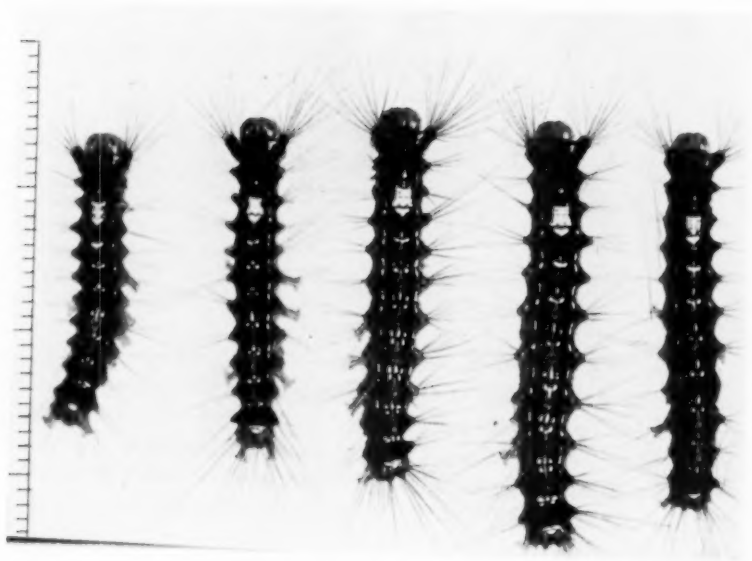


Abb. 39.



Abb. 40.



Abb. 41.

bloßem Auge betrachtet wie Klasse I aussehen, sind es, die, wie erwähnt, hier die Klassifizierung so erschweren. Je nach dem Maße in dem noch gelb durchschimmert, könnte ein solches Individuum als I, II, III—VI klassifiziert werden.

Für die alte, wie für die neue Rasse Gifu wurde übrigens auch die allmähliche Verdunkelung bzw. Einengung des Thorakalfleckes an

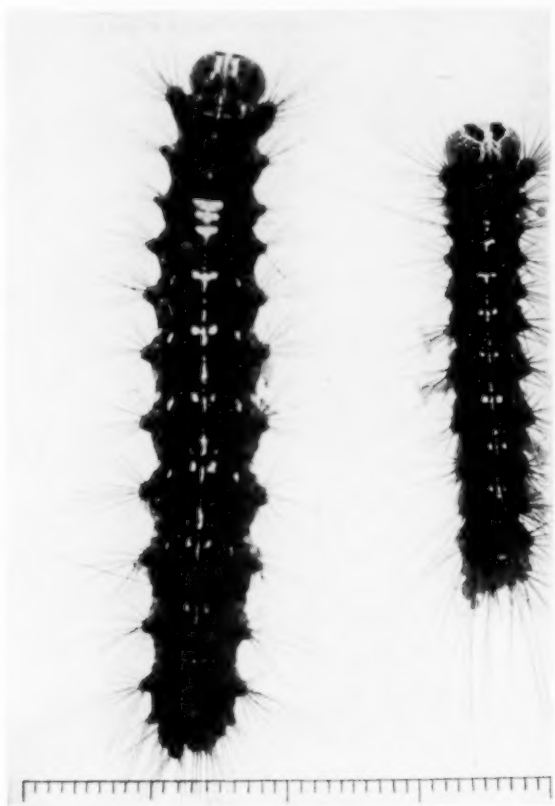


Abb. 42.

Einzelzuchten verfolgt. Im Anhang finden diese sich als Tabelle 5, 3 wiedergegeben; sie bedürfen wohl keiner Erklärung.

2. *Die Rasse Ogi.* Die Formen, die in der Umgebung von Tokyo zu Hause sind, erwiesen sich bisher als gleicher Art. Genau wurde deshalb nur ein Typus verfolgt aus Ogi nahe bei Tokyo. Auch diese Rasse gehört in den Verwandtschaftskreis unserer ursprünglichen *japonica* X, indem die Raupen anfangs hell sind und später sich zum Teil verdunkeln. Das Maß der Verdunkelung schwankt in den einzel-



Abb. 43.

10*

nen Jahren und dürfte wohl, wie wir das auch schon früher sagten, zum Teil von äußeren Bedingungen abhängen. Bei den Ausgangszuchten in Japan war eine ein wenig heller, die andere etwas dunkler. Erstere begann mit Klasse VII—VIII (bzw. IX, das damals noch nicht in Betracht gezogen wurde) und die Verschiebung nach der dunklen Seite bei den älteren Tieren war eine mäßige. Letztere begann mit Klasse V—VII und die Verschiebung war eine viel stärkere, so daß



Abb. 41.

viele der ausgewachsenen Tiere der Klasse I angehörten und fast genau wie Europäer aussahen. In Textabb. 44 ist ein solches Individuum Klasse I, das in Tokyo im Freien gefunden wurde, abgebildet. Zum Vergleich seien noch zwei Generationen einer Rasse aus der gleichen Region (Saitama bei Tokyo) mit aufgezählt, die auch das typische Verhalten wie die Rasse Ogi zeigen. Folgendes sind die statistischen Aufnahmen (es sei noch bemerkt, daß bei dieser Rasse auch viele ♂ fünf Häutungen durchmachen, s. später):

1. Generation. a) U 30, 1914 (Saitama).

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII |
|----|---|----|-----|----|----|-----|-----|------|
| 1. | — | — | — | — | — | 2,5 | 96 | 1,5 |
| 2. | — | — | — | — | — | 100 | | — |
| 3. | — | — | — | — | — | 100 | | — |
| 4. | — | 30 | | 20 | 35 | 15 | — | — |

b) U 16, 1914 (Ogi)

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII |
|----|------|----|------|----|-----|----|-----|------|
| 1. | — | — | — | — | 1 | 54 | 43 | 2 |
| 2. | — | — | — | — | 100 | | | — |
| 3. | — | — | — | — | 100 | | | — |
| 4. | 38,5 | | 24,5 | | 28 | 9 | — | — |

c) U 10, 1914 (Ogi).

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII |
|----|---|----|-----|----|----|----|-----|------|
| 1. | — | — | — | — | — | — | 57 | 43 |
| 2. | — | — | — | — | — | — | 100 | |
| 3. | — | — | — | — | — | — | 100 | |
| 4. | — | 15 | | 40 | 20 | 20 | 5 | — |

2. Generation. VA 7, 1915 (Saitama).

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX |
|----|-----|-----|------|------|------|------|------|------|-----|
| 2. | — | — | — | — | — | 1,2 | 58,4 | 33,7 | 6,7 |
| 3. | — | — | — | — | 1,3 | 16 | 58,7 | 20 | 4 |
| 4. | — | — | 1,9 | 3,7 | 11,4 | 30,2 | 45,3 | 7,5 | — |
| 5. | 1,6 | 9,8 | 22,9 | 34,6 | 19,7 | 11,4 | — | — | — |

VA 2, 1915 (aus U 16).

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX |
|----|----|------|------|------|------|------|------|------|------|
| 2. | — | — | — | — | — | 8,2 | 48,8 | 36,4 | 11,6 |
| 3. | — | — | — | — | — | 30,3 | 40,9 | 28,8 | — |
| 4. | — | — | 2,5 | 7,5 | 27,5 | 50 | 10 | 2,5 | — |
| 5. | 10 | 13,3 | 26,7 | 23,4 | 13,3 | 10 | 3,3 | — | — |

VA 3, 1915 (aus U 17).

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX |
|----|------|-----|------|------|-----|-----|------|------|------|
| 2. | — | — | — | — | — | — | 7,3 | 61 | 31,7 |
| 3. | — | — | — | — | — | — | 6,1 | 57,3 | 36,3 |
| 4. | — | — | — | — | — | 1,2 | 46,5 | 52,3 | — |
| 5. | 22,7 | 9,1 | 13,6 | 18,2 | 9,1 | 9,1 | 13,6 | 4,6 | — |

VB 21, 1915 (aus U 16).

| | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|----|---|------|------|------|-------|-------|-------|
| 1. | — | — | — | — | 24,07 | 59,25 | 16,66 |
| 2. | — | — | — | 0,98 | 7,84 | 62,74 | 28,43 |
| 3. | — | — | — | — | 7,44 | 56,38 | 36,17 |
| 4. | — | — | — | — | 5,71 | 87,14 | 7,14 |
| 5. | — | 1,52 | 1,52 | 4,61 | 29,23 | 55,38 | 7,69 |

Hierzu ist zu bemerken, daß die Klassen VI—VII die hier noch nicht durchgeführte Klassifizierung der Klassen VI—IX einschließen.

3. Generation. WA 2, 1916 (aus VA 2).

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX |
|----|---|----|-----|----|------|------|------|------|-----|
| 2. | — | — | — | — | — | 1,5 | 21,2 | 69,7 | 7,6 |
| 3. | — | — | — | — | — | 19,9 | 25,5 | 54,6 | — |
| 4. | — | — | — | — | 37,3 | 44,1 | 8,5 | 10,1 | — |

WB 68, 1916 (aus VB 21).

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX |
|----|---|----|-----|----|-----|------|------|------|------|
| 2. | — | — | — | — | — | — | — | 14,6 | 85,4 |
| 3. | — | — | — | — | — | — | — | 26,8 | 73,2 |
| 4. | — | — | — | — | 7,7 | 15,4 | 40,4 | 30,8 | 5,7 |
| 5. | — | — | — | — | 15 | 69 | 26 | — | — |

In dieser Generation war also die Verdunkelung in späteren Stadien auffällig gering.

4. Generation. XB 4, 1917 (aus WB 68).

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX |
|----|---|----|-----|----|---|-------|-------|-------|-------|
| 2. | — | — | — | — | — | — | 0,79 | 38,89 | 60,32 |
| 3. | — | — | — | — | — | — | 24,19 | 64,51 | 11,29 |
| 4. | — | — | — | — | — | 27,27 | 60,33 | 12,39 | — |

Die Zucht ist noch heller wie die vorhergehende, dagegen nicht die zweite Zucht:

XA 5, 1917 (aus WA 2).

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX |
|----|----|----|------|----|----|-----|------|------|-----|
| 2. | — | — | — | — | — | — | — | 94,5 | 5,5 |
| 3. | — | — | — | — | — | 6,5 | 38,5 | 55 | — |
| 4. | — | — | 17,5 | 11 | 22 | 33 | 16,5 | — | — |
| 5. | 20 | 10 | 30 | 40 | — | — | — | — | — |

5. Generation. YB 4, 1918 (aus XB 4).

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX |
|----|---|----|-----|----|---|-------|-------|-------|----|
| 2. | — | — | — | — | — | 6 | 66 | 28 | — |
| 3. | — | — | — | — | — | 8,17 | 63,27 | 28,57 | — |
| 4. | — | — | — | — | — | 23,53 | 52,94 | 23,53 | — |

Auch diese Zucht bleibt ziemlich hell, aber es fehlt die statistische Aufnahme der 5. Häutung. Es ist aber eine Photographie der 5. Häutung dieser Zucht vorhanden (Textabb. 45) die zeigt, daß nach der 5. Häutung doch noch eine beträchtliche Verschiebung nach der dunkeln Seite stattfand.



Abb. 45.

6. Generation. ZB 5, 1919.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX |
|----|---|----|-----|----|-----|------|------|------|-----|
| 2. | — | — | — | — | — | 3,2 | 18 | 74,2 | 4,6 |
| 3. | — | — | — | — | — | — | 22,8 | 75,4 | 1,8 |
| 4. | — | — | — | — | 5,4 | 23,2 | 68 | 3,4 | — |

7. Generation. 6, 1920.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX |
|----|------|----|-----|------|-----|------|------|-------|------|
| 2. | — | — | — | — | — | 6,67 | 40 | 46,67 | 6,66 |
| 3. | — | — | — | — | — | 6,67 | 50 | 40 | 3,33 |
| 4. | — | — | — | — | 7,1 | 10,7 | 50,1 | 32,1 | — |
| 5. | 5,25 | — | — | 5,25 | 79 | 5,25 | 5,25 | — | — |



Abb. 46.



Abb. 47.

Von dieser Generation fertigten wir die Abbildungen an, die zur Kennzeichnung der Rasse in Textabb. 46—50 wiedergegeben sind. Sie lassen vor allem auch das für die Rasse charakteristische relativ dunkle Abdomen erkennen.

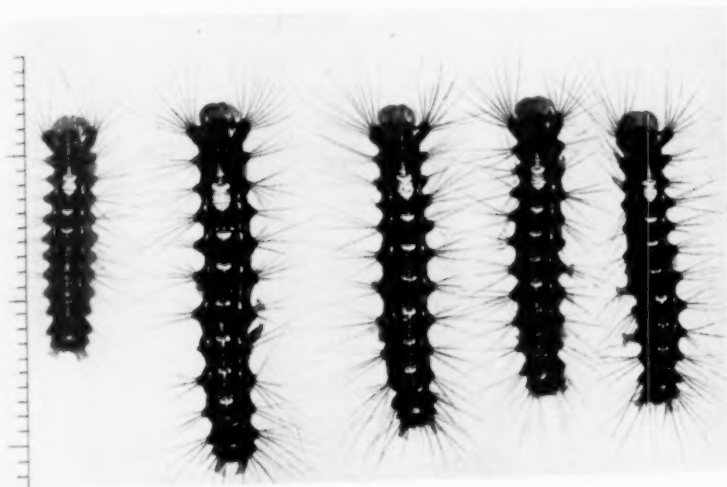


Abb. 48.

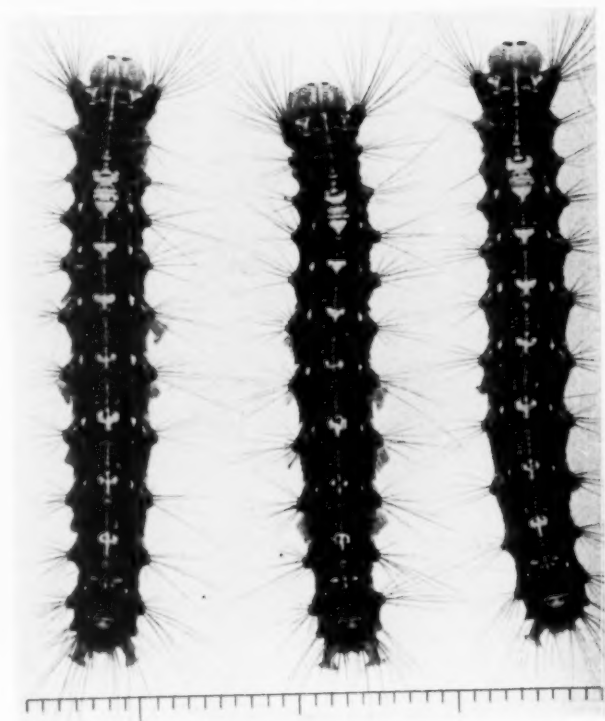


Abb. 49.

8. Generation. 62, 73, 1921.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX |
|----|-----|------|-----|------|------|------|------|------|----|
| 2. | — | — | — | — | — | 2,5 | 59 | 38,5 | — |
| 3. | — | — | — | — | — | 2,4 | 67,6 | 30 | — |
| 4. | — | — | 2,9 | 14,3 | 11,4 | 20 | 48,6 | 2,8 | — |
| 5. | 3,8 | 11,1 | — | 25,9 | 40,7 | 18,5 | — | — | — |

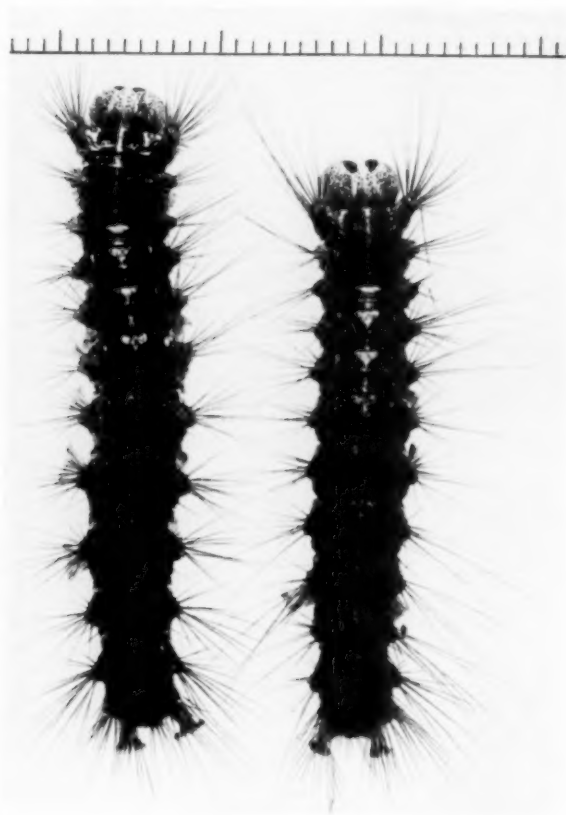


Abb. 50.

Aus all diesen Daten erschen wir also, daß die Rasse Ogi eine Rasse ist, die zuerst helle Raupen hat, deren Neigung zum Dunkeln erst sehr spät einsetzt und erst im letzten Raupenstadium eine stärkere ist. Die ersten Generationen zeigen zwar in den Statistiken auch schon eine stärkere Verdunkelung nach der 4. Häutung. Dies dürfte aber teilweise auf statistische Fehler zurückzuführen sein, da wir damals

noch öfters Vier- und Fünfhäuter verwechselten. Es herrscht außerdem in den einzelnen Generationen eine gewisse Fluktuation im Maß der Verdunkelung, ohne daß sich irgendeine Regel erkennen ließe, die etwa auf das Vorhandensein besonderer Modifikationsfaktoren schließen läßt. Wie die Verdunkelung der einzelnen erst hellen Individuen im Laufe der Entwicklung vorschreitet, erkennen wir wieder aus den Zuchten einzelner Tiere, die sich in Tabelle 5, 4 im Anhang verzeichnet finden und sich selbst erklären.

3. *Die Rasse Aomori.* Diese von der Nordspitze der Hauptinsel stammende Rasse hat uns mancherlei Kopfzerbrechen bereitet. Die ursprünglichen Ausgangstiere fielen uns bereits dadurch auf, daß die jungen Räupchen eine größere Variationsbreite zeigten, als sonst, obwohl sie andererseits in dem samt-schwarzen Ton ihrer Grundfarbe sich wieder als einheitlich erwiesen. In den Intersexualitätsexperimenten erwies sich die Rasse als einheitlich, aber in zwei Faltercharakteren war sie heterozygot. Wir wollen nun zunächst die Statistiken geben und sie dann erst interpretieren:

1. Generation U 27, U 28, 1914.

Nach der 1. Häutung waren alle Individuen in der V.—VIII. Klasse, die Mehrzahl in der VI. Das Aussehen der Tiere der V.—VII. Klasse geht aus Abb. 25—29 Taf. III hervor. Der scharfe Unterschied zwischen dem dunkleren und helleren Typ ist sichtbar. Bis zur 4. Häutung

2. Generation. a) VB 27, 1915.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|
| 1. | — | 0,47 | 0,94 | 10,90 | 46,91 | 34,59 | 6,16 |
| 2. | — | 0,48 | 1,44 | 7,24 | 57,97 | 28,98 | 3,88 |
| 3. | 3,15 | 1,26 | 27,36 | 39,47 | 14,73 | 2,10 | 0,52 |
| 4. | 56,23 | 23,81 | 14,28 | 7,14 | 7,14 | — | — |
| 5. | 90,19 | 7,18 | 2,61 | — | — | — | — |

Ich bemerke, daß hier noch die Klassen VI und VII, die später als VII und VIII bezeichneten einschließen.

b) VB 28, 1915.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII |
|----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|
| 1. | — | — | 0,37 | 8,20 | 27,33 | 38,06 | 26,01 | — |
| 2. | — | — | — | 4,15 | 52,83 | 29,38 | 13,21 | — |
| 3. | 0,39 | 4,35 | 12,69 | 40,94 | 34,64 | 6,69 | 0,39 | — |
| 4. | 17,56 | 18,33 | 25,06 | 32,78 | 7,22 | 0,56 | — | — |
| 5. | 58,98 | 20,52 | 13,68 | 6,98 | 0,85 | — | — | — |

Anmerkung wie vorher.

waren dann die meisten Individuen in die dunkelsten Klassen gelangt. Die hellsten Individuen nach der 4. Häutung sind in Abb. 30 und 31 Taf. III wiedergegeben. Die Statistik dieser Generation schien mir selbst nicht einwandfrei, weshalb sie auch hier nicht gegeben sei.

c) VA 6, 1915.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX |
|----|------|------|------|-----|------|------|------|------|-----|
| 1. | — | — | — | — | — | 32 | 59,4 | 8,6 | — |
| 2. | — | — | — | — | 0,4 | 21 | 67,2 | 11 | 0,4 |
| 3. | — | — | — | 0,8 | 16,7 | 33,3 | 44,7 | 1,5 | 3 |
| 4. | 5,8 | 17,3 | 20,7 | 19 | 24 | 10,7 | 2,5 | — | — |
| 5. | 33,6 | 24,7 | 24,7 | 9,1 | 5,2 | 2,7 | — | — | — |

3. Generation. a) Aus der 2. Generation C. WA 4, 1916.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|----|------|------|-----|-----|------|------|-----|
| 2. | — | — | — | — | 19 | 43 | 38 |
| 3. | — | — | — | — | 35,5 | 58,1 | 6,4 |
| 4. | 14,3 | 42,9 | 4,7 | 9,5 | 28,6 | — | — |
| 5. | 100 | | | — | — | — | — |

b) Aus den ausgewählten hellsten Tieren der 2. Gen. C, WA 4a, 1916.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII |
|----|-----|-----|-----|-----|------|------|------|------|
| 2. | — | — | — | — | 15,8 | 42,5 | 38,1 | 3,4 |
| 3. | — | — | — | 0,8 | 18,3 | 40,5 | 38,8 | 1,6 |
| 4. | 3,3 | 3,3 | 15 | 25 | 29,2 | 22,5 | 1,7 | — |

c) Aus der 2. Generation a × b WB 51, 1916.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|------|
| 2. | — | — | 1,02 | 9,18 | 12,26 | 27,55 | 16,33 | 23,47 | 9,18 | 1,02 |
| 3. | 3,23 | 6,45 | 9,68 | 40,85 | 16,12 | 18,28 | 2,15 | 1,07 | 2,15 | — |
| 4. | 17,58 | 36,26 | 24,18 | 16,48 | 4,40 | 1,10 | — | — | — | — |
| 5. | 37,78 | 33,33 | 15,55 | 13,33 | — | — | — | — | — | — |

4. Generation. a) Aus ausgewählt dunklen Tieren (Kl. I) nach der 4. Häutung der 3. Generation a. XA 4, 1917.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII |
|----|----|----|-----|----|------|------|------|------|
| 2. | — | — | — | — | 17,2 | 38,3 | 36,7 | 7,8 |
| 3. | 5 | — | 20 | 20 | 45 | 5 | 5 | — |
| 4. | 35 | 5 | 40 | 20 | — | — | — | — |
| 5. | 75 | 25 | — | — | — | — | — | — |

b) Aus der 3. Generation C. XB 3, 1917.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX |
|----|---|------|-------|-------|-------|-------|------|------|----|
| 2. | — | — | 1,58 | 8,30 | 22,88 | 63,24 | 3,95 | — | — |
| 3. | — | — | 9,18 | 12,56 | 43,46 | 32,36 | 2,40 | — | — |
| 4. | — | 0,59 | 13,69 | 38,69 | 33,93 | 13,10 | — | — | — |

5. Generation aus der 4. Generation b. YB 3, 1918.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX |
|----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|----|
| 2. | 27,27 | 1,51 | 1,51 | 3,03 | 9,09 | 42,43 | 13,64 | 1,51 | — |
| 3. | 31,82 | — | 1,51 | 7,58 | 19,70 | 27,27 | 12,12 | — | — |
| 4. | 30,16 | 3,17 | 11,13 | 23,80 | 14,29 | 17,46 | — | — | — |
| 5. | 31,11 | 13,33 | 8,88 | 17,78 | 13,33 | 15,55 | — | — | — |

6. Generation. a) Aus vorhergehender \times einer anderen nicht statistisch aufgenommenen Zucht ZB 3, 1919.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX |
|----|------|----|-----|-----|-----|------|------|------|----|
| 2. | 34,5 | — | — | 3,4 | 6,9 | 27,6 | 10,4 | 17,2 | — |
| 3. | 34,5 | — | — | — | 3,4 | 31 | 24,2 | 6,9 | — |
| 4. | 36,2 | — | — | 5,2 | 6,9 | 32,7 | 13,8 | 5,2 | — |

b) Inzucht aus 5. Generation ZB 2, 1919.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX |
|----|------|-----|------|------|------|------|-----|------|----|
| 2. | 28,7 | — | 5,2 | 21,7 | 20,8 | 17,4 | 6,2 | — | — |
| 3. | 29,6 | — | 5,2 | 24,3 | 27 | 9,6 | 4,5 | — | — |
| 4. | 28,8 | 0,9 | 15,8 | 22,8 | 16,7 | 15 | — | — | — |

c) Ebenso wie a.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII |
|----|---|----|-----|-----|-----|------|-----|------|
| 2. | — | — | — | — | 4,4 | 44,3 | 47 | 4,3 |
| 3. | — | — | — | — | 0,3 | 14,6 | 65 | 20,1 |
| 4. | — | — | — | 0,3 | 1,8 | 33,2 | 61 | 3,7 |

7. Generation. Inzucht aus 6. Generation a) 8, 1920.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII |
|----|------|------|-----|----|-------|-------|-------|------|
| 2. | 30,9 | 5,7 | 0,8 | — | 5,5 | 30,9 | 26 | — |
| 3. | 30 | 6,67 | — | — | 23,34 | 16,66 | 23,33 | — |
| 4. | 30 | 6,67 | — | 10 | 23,33 | 23,33 | 6,67 | — |
| 5. | 40 | 5 | 30 | 20 | 5 | — | — | — |

8. Generation. a) Ausgewählte Minusindividuen Klasse I. 1921, 63: Alle durch alle Stadien Klasse I. b) Ausgewählte + Abweicher nach der 2. Häutung 1921, 64.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII |
|----|-----|------|------|------|----|----|-----|------|
| 2. | — | — | — | — | 25 | 40 | 35 | — |
| 3. | — | — | — | 5 | 25 | 35 | 35 | — |
| 4. | — | — | 5 | 40 | 25 | 15 | 15 | — |
| 5. | 9,2 | 36,3 | 27,2 | 27,3 | — | — | — | — |

Wenn wir diese Tatsachen nun betrachten, so erhalten wir gleich den Eindruck, daß die Rasse Aomori nicht rein ist. Der Eindruck wird zur Sicherheit durch die Ergebnisse von der 5. Generation ab. Hier finden wir zum ersten Male bei den jungen Tieren Individuen der Klasse I, und zwar sind es ziemlich genau $\frac{1}{4}$ (27,27%). Nach allem, was wir jetzt schon wissen, besagt dies, daß in dieser Zucht eine Spaltung $AA : 2 Aa : aa$ stattgefunden hat, daß also die Elterntiere der 4. Generation heterozygot Aa waren. Alle weiteren Generationen stimmen dann auch hiermit überein. In der 6. Generation aus der genannten 5. haben wir zwei im wesentlichen mit der vorigen identischen Zuchten mit etwas über $\frac{1}{4}$ reinen Rezessiven aa und eine dritte Zucht, in der die Rezessiven fehlen und die ziemlich sicher die Kombination $AA \times AA$ darstellt. Aus der einen spaltenden Zucht der 6. Generation wird wieder eine spaltende 7. Generation mit etwa $\frac{1}{4}$ aa -Tiere erhalten und die Auswahl der Plus- und Minusindividuen gibt dann in der 8. Generation die reinen Rezessiven aa und die reinen Dominanten AA . Verfolgen wir nun die Zuchten von der ersten typisch spaltenden, der 5. Generation an rückwärts, so müssen die Eltern in der 4. Generation Aa -Tiere enthalten haben. Da hier die reinen Rezessiven fehlen, muß es sich um eine Zucht handeln, die in AA und Aa spaltet, also hervorgegangen ist aus der Kreuzung $AA \times Aa$. Vergleichen wir sie mit den reinen Dominanten der 8. Generation, so erkennen wir sogleich den Mischcharakter der Zucht (4. Gen. b). Diese Zucht stammt nun von der 3. Generation c. Ihr Charakter ist im wesentlichen der gleiche, wenn auch die Variationsbreite etwas größer ist; auch sie ist als Mischkultur $AA + Aa$ aus $AA \times Aa$ anzuspochen. Ihre Eltern sind die Zuchten der 2. Generation a und b; ein Blick auf die Tabellen zeigt, daß auch sie $AA + Aa$ waren. Wenn also keine Mutation eingetreten ist, so muß auch die Ausgangszucht die gleiche Mischzucht $AA + Aa$ gewesen sein. Von ihr ging nun noch eine zweite Linie aus, die führte zu der 2. Generation c, dann zur 3. Generation a und b und zur 4. Generation a. Diese sämtlichen Zuchten, unter denen sich auch eine Plus- und Minusselektion finden, stimmen darin überein, daß bei den

jun gen Tieren die Minusindividuen nicht weiter links stehen als in Klasse V und daß der Kurvengipfel zwischen Klasse VI und VII sich findet. Es kann also wohl als sicher betrachtet werden, daß diese ganze Linie aus den reinen Homozygoten AA besteht. Tatsächlich wurde auch immer die Einheitlichkeit des Gesamthabitus dieser Zuchten notiert, während die zuerst besprochene Mischlinie von Anfang an verdächtig schien. Die Richtigkeit dieser Interpretation ergibt sich denn auch aus dem Resultat der Kreuzungen mit dieser Rasse.

Nunmehr ist noch festzustellen, wie sich die Ausgangsgeneration verhielt. Denn es ist sowohl möglich, daß sie auch eine Mischzucht Aa+AA war, als auch, daß sie rein AA war, aber das eine der Elterntiere zur 2. Generation zu Aa mutiert war. Tatsächlich sind gerade bei dieser Rasse später zwei Mutationen aufgetreten, von denen allerdings die eine (Flügefärbung) möglicherweise schon heterozygot im Stamm vorhanden war, während die andere (Valenz des Geschlechtsfaktors) sicher eine Mutation ist. Nun zeigen die absichtlich nicht einzeln wiedergegebenen Statistiken der 1. Generation auch die Variation von der V.—VIII. Klasse mit dem Gipfel zwischen 6 und 7, und erst nach der 4. Häutung tritt die Verschiebung nach der dunkeln Seite ein. Dies spricht sehr dafür, daß die Ausgangszucht auch homozygot AA war und nur einige wenige Individuen zu Aa mutierten. In den mit den Individuen der 1. Generation ausgeführten Kreuzungen erwiesen sich die meisten als homozygot als AA; aber in einem Falle erwies sich ein ♂ als heterozygot Aa. Dieser Befund könnte nun natürlich für beide Interpretationen sprechen.

Die Rasse Aomori ist also, von den in Klasse I befindlichen Mutanten abgesehen, so charakterisiert: Die jüngsten Räupchen sind mittel hell, schwankend zwischen den Klassen V—VIII mit dem Gipfel zwischen Klasse VI—VII. Die Abdominalzeichnung ist relativ dunkel und überhaupt ist das ganze Grundpigment des Rückens in allen Stadien dichter als bei den anderen Rassen, so daß die Tiere mehr samt-schwarz erscheinen. (Es sei dabei bemerkt, daß die männlichen Falter dieser Rasse auch die dunkelste Flügefärbung besitzen; sie erwies sich aber als heterozygot.) Die Charaktere bleiben in den drei ersten Raupenstadien im wesentlichen unverändert, wenn auch zweifellos schon eine Neigung zur Verschiebung nach der dunkeln Seite besteht. Zur Illustration dienen Textabb. 51—56, die von der spaltenden Mischzucht 1920, 8 stammen. In 51 und 52 sieht man Tiere nach der 1. und 2. Häutung, und zwar sind die dunkelsten die reinen Rezessiven aa, die hellsten die Dominanten AA und die mittleren wahrscheinlich Heterozygoten. Textabb. 53 und 54 zeigen die aa- und AA-Tiere nach der 3. Häutung. Nach der 4. Häutung tritt dann eine beträchtliche Auf-

lösung der hellen Zeichnung in der bekannten Weise ein, wie Textabb. 55 an hellsten bis dunkelsten Typen zeigt und dieses schreitet nach der 5. Häutung noch weiter fort, wie ein Minus- und zwei Plusiere in Text-

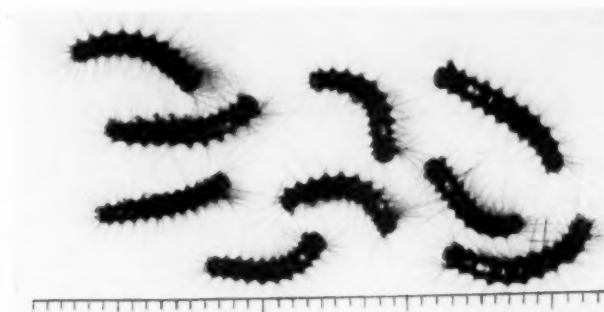


Abb. 51.

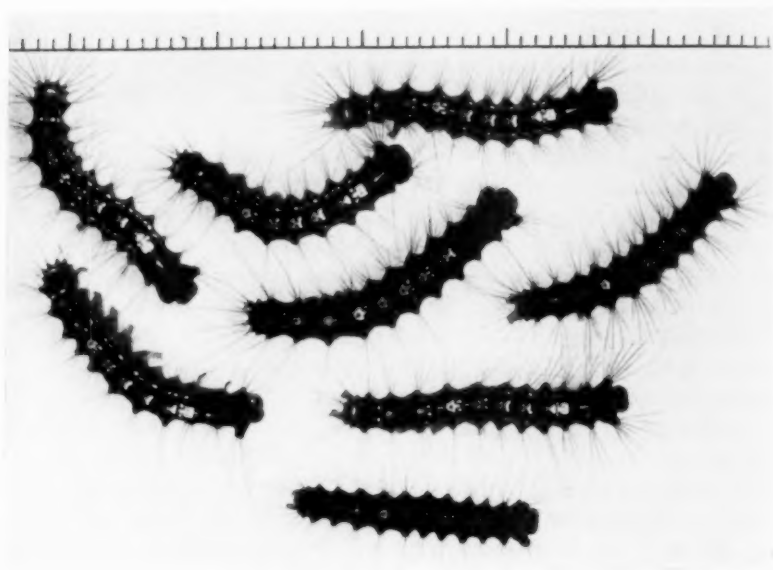


Abb. 52.

abb. 56 zeigen. Die Einzelheiten der Verschiebung der Helligkeit beim Einzelindividuum sind wieder aus den Spezialtabellen zu entnehmen (Anhang Tab. 5, 5), und zwar für die reinen Dominanten (1921, 64 und 1917 XA 4) und die Mischzuchten (1920, 8).

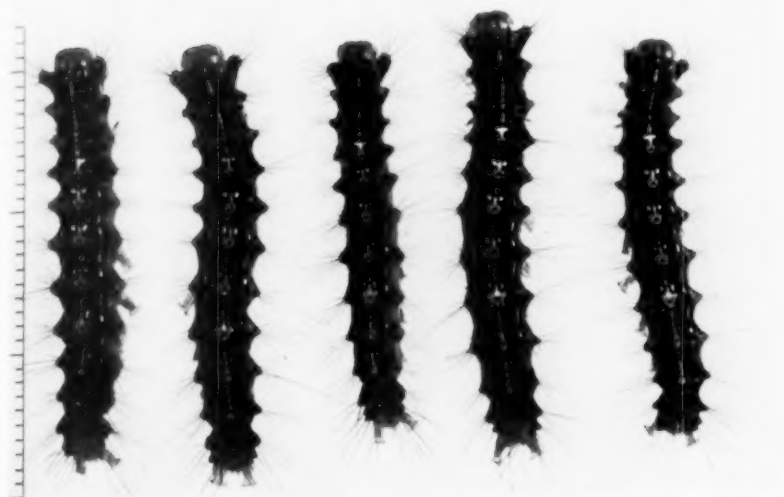


Abb. 53.

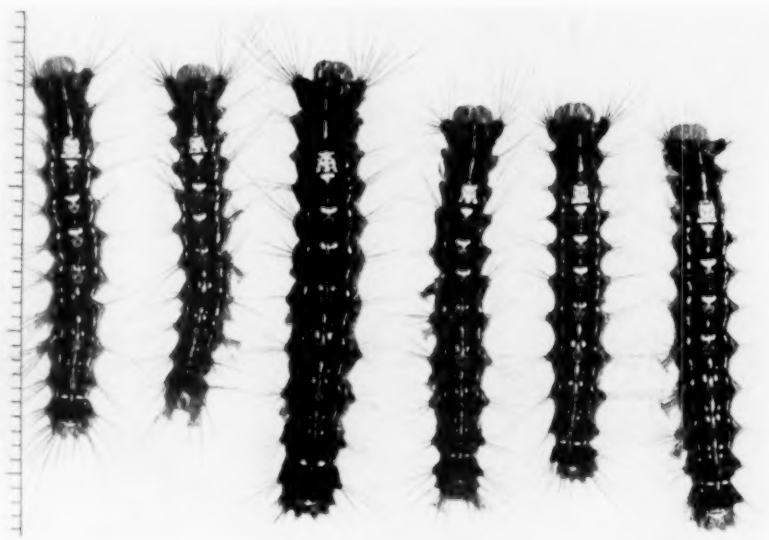


Abb. 54.



Abb. 55.

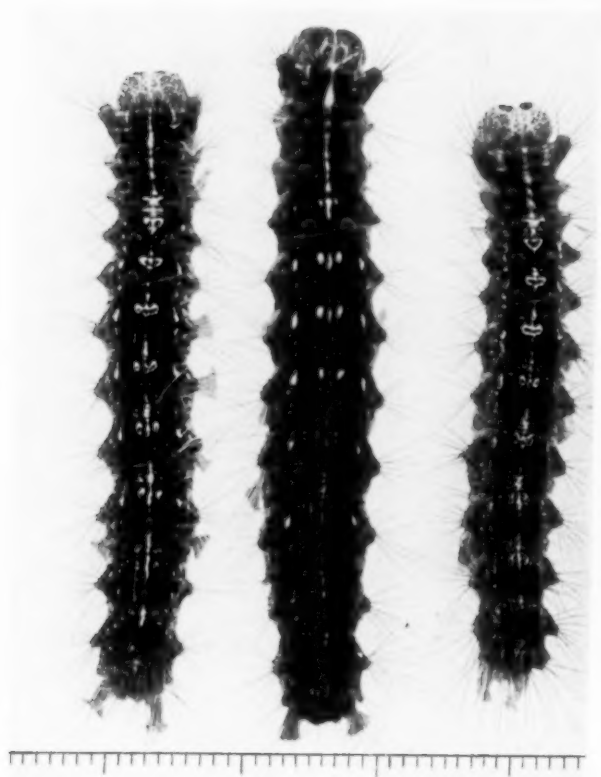


Abb. 56.

D. Die Rasse Hokkaido.

Von der nördlichen Insel Hokkaido kennen wir nur Formen von einer Lokalität, nämlich Sapporo, einem Ort, der auf der gleichen Isotherme wie Berlin liegt. Wie auch sonst sich die Insel Hokkaido tiergeographisch von Altjapan unterscheidet, so sind auch die Schwammspinner von Hokkaido stark verschieden von den anderen japanischen Rassen. In den Intersexualitätsexperimenten verhalten sie sich fast



Abb. 57.

wie mitteleuropäische Formen. Während die europäischen Formen klein, die japanischen Formen groß sind, sind die von Hokkaido noch kleiner wie die Europäer und sie unterscheiden sich auch in der Flügel-färbung, Afterwolle, Entwicklungsgeschwindigkeit von allen anderen Formen. Die Raupen sind dadurch charakterisiert, daß sie in jungen Stadien sehr hell sind, heller als irgendeine andere Rasse. Im Laufe der Entwicklung wird aber die helle Zeichnung durch dunkles Pigment, und zwar durch besonders tiefschwarzes verdrängt, so daß viele der erwachsenen Raupen ganz oder fast dunkel sind. Es scheint aber, daß

diese Zeichnung stark durch äußere Bedingungen beeinflußt wird. Denn außerhalb Japans habe ich nie mehr so helle Raupen gesehen wie in der ersten japanischen Generation und auch das Maß der Verdunkelung in späteren Stadien erwies sich als großen Schwankungen unterworfen. In Abb. 32 Taf. III ist eine Raupe abgebildet, wie sie typischerweise in Japan 1914 aussahen, also extrem hell Klasse X. Schon die folgende Generation war im Durchschnitt etwas dunkler wie Abb. 33 Taf. V von einem Tiere nach der 2. Häutung zeigt. Die Auflösung der hellen Zeichnung durch dunkles Pigment nach der 4. Häutung in zwei verschiedenen Typen zeigen Abb. 34, 35 Taf. III u. V und ebenso wird sie durch die in Japan 1914 aufgenommene Textabb. 57 illustriert. Im folgenden geben wir wieder die statistischen Aufnahmen:

1. Generation U 20, 1914.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|----|----|----|------|----|------|----|-----|
| 1. | — | — | — | — | — | — | 100 |
| 2. | — | — | — | — | — | — | 100 |
| 3. | — | — | — | — | — | — | 100 |
| 4. | 30 | | 36,7 | | 23,3 | 10 | — |

U 21, 1914.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|----|----|----|-----|----|----|----|-----|
| 1. | — | — | — | — | — | — | 100 |
| 2. | — | — | — | — | — | — | 100 |
| 3. | — | — | — | — | — | — | 100 |
| 4. | 19 | | 21 | | 45 | 15 | — |

Zu diesen zwei Zuchten ist zu bemerken, daß die alte Klasseneinteilung benutzt wurde, die als Klasse VII die späteren Klassen VII—X registriert. Bei der Rasse Hokkaido kommt eine 5. Häutung nur einem Teile der weiblichen Raupen zu:

2. Generation. a) VB 25, 1915 aus U 21.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|----|------|------|------|------|-------|-------|-------|
| 1. | — | — | — | — | — | — | 100 |
| 2. | — | — | — | — | — | — | 100 |
| 3. | — | — | — | — | 3,28 | 16,39 | 80,33 |
| 4. | 1,94 | 4,82 | 8,67 | 8,67 | 43,27 | 25,96 | 6,73 |
| 5. | 9 | 6 | 13 | 22 | 31 | 14 | 5 |

Für die Klasseneinteilung gilt hier die gleiche Bemerkung wie für die vorige Generation. Die Individuen, die als Fünfhäuter bezeichnet sind, sind in Wirklichkeit ein Gemisch von Fünfhäutern und älteren Vierhäutern.

b) VB 24, 1915 aus U 20.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|----|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 1. | — | — | — | — | — | — | 100 |
| 2. | — | — | — | — | — | — | 100 |
| 3. | — | — | — | — | — | 6,35 | 93,65 |
| 4. | 4,70 | 7,81 | 10,94 | 26,56 | 31,25 | 16,63 | 3,13 |
| 5. | 9,38 | 12,50 | 15,63 | 20,31 | 32,81 | 9,38 | — |

Anmerkung wie vorher.

c) VA 5, 1915 aus U 21, 1914.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|----|-----|------|-----|-----|-----|------|-----|------|------|-----|
| 2. | — | — | — | — | — | — | — | 14,2 | 76,2 | 9,5 |
| 3. | — | — | — | — | — | 8,3 | 6,3 | 45,8 | 39,6 | — |
| 4. | 8,9 | 20,3 | 8,9 | 8,9 | 2,9 | 38,2 | 8,9 | 2,9 | — | — |
| 5. | 64 | 16 | 16 | 4 | — | — | — | — | — | — |

3. Generation. a) WA 3, 1916 aus 2. Generation c.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|----|------|------|-----|------|-----|------|-----|------|------|-----|
| 2. | — | — | — | — | — | — | — | 38,6 | 54,5 | 6,9 |
| 3. | — | — | — | — | — | 11,8 | | 55,3 | 31,7 | 1,2 |
| 4. | 29,3 | 24,4 | 9,7 | 12,2 | 9,8 | 12,2 | — | 2,4 | — | — |

b) WA 3a, 1916. Aus ausgewählten hellen Plustieren nach der 4. Häutung in VA 5, 1915.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|----|------|------|------|----|-----|-----|------|------|------|-----|
| 2. | — | — | — | — | — | — | — | 59,4 | 37,5 | 3,1 |
| 3. | — | — | — | — | — | 2,8 | 24,3 | 64,8 | 8,1 | — |
| 4. | 25,5 | 16,3 | 13,9 | 21 | 2,3 | 21 | — | — | — | — |

Die Plusselektion war also erfolglos.

4. Generation. In der letzten Zucht wurde wieder Plussselektion der hellsten Tiere nach der 4. Häutung ausgeübt, XA 3, 1917. Von der im Aussterben begriffenen Zucht wurden nur noch wenige Individuen erhalten, die einzeln gezüchtet wurden. Die folgenden Zahlen sind deshalb Individuumzahlen, nicht Prozentzahlen.

[illegible]

Diese erneute Plusselektion ist also noch viel dunkler als irgendeine andere Zucht. Vielleicht ist das eine mit der Schwäche der Tiere zusammenhängende Modifikation.

Zum Ersatz der ausgestorbenen Rasse erhielt ich dann 1919 neues Material von Dr. *Machida*, Tokyo, der selbst bereits das Material vier Generationen gezüchtet hatte. Das Material verhielt sich im wesent-

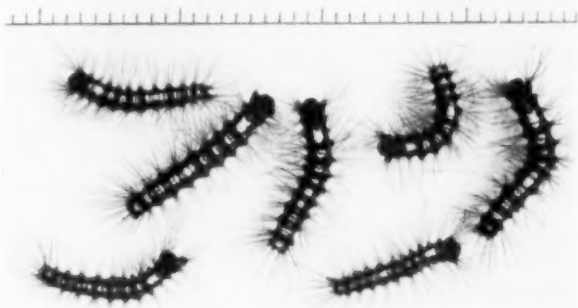


Abb. 58.

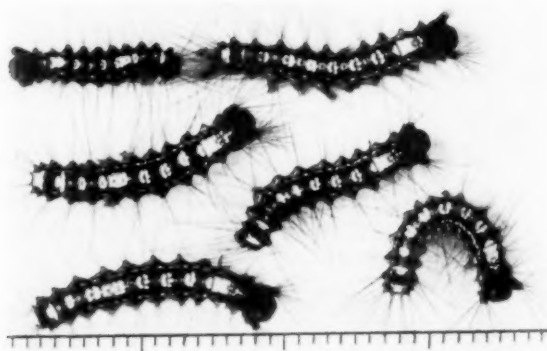


Abb. 59.

lichen wieder wie die ursprüngliche Rasse, nur war die Neigung zur Verdunkelung nach der 4. Häutung eine geringere. In den Textabb. 58 bis 63 seien auch für diese Rasse Photographien gegeben. 58—60 sind die typischen Tiere nach der 1.—3. Häutung. 61 ist das Vorderende eines Minustieres, 62 desgleichen eines Plustieres nach der 4. Häutung und 63 die typischen Individuen nach der 5. Häutung. Folgendes sind die statistischen Aufnahmen.

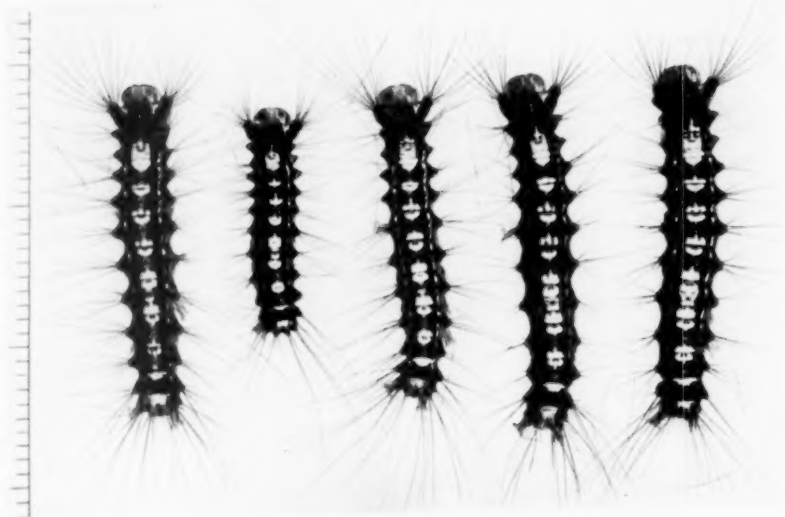


Abb. 60.

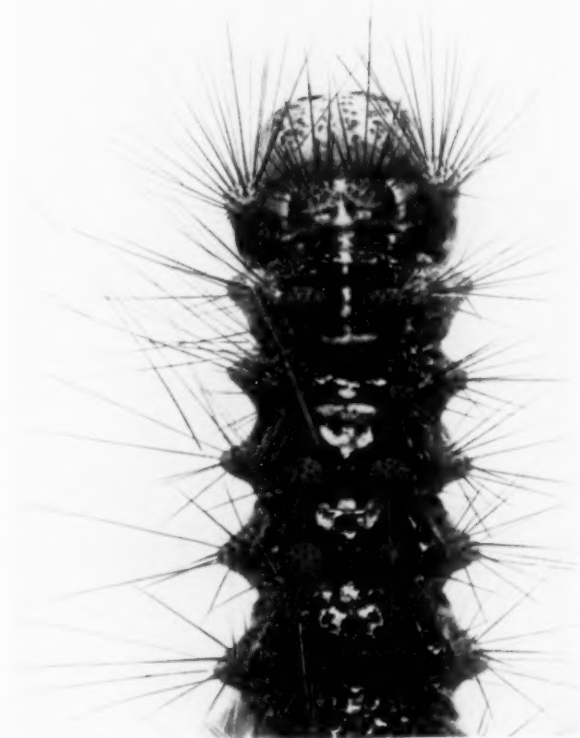


Abb. 61.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|----|---|-----|------|------|-----|-----|------|------|-----|---|
| 2. | — | — | — | — | — | — | — | 20 | 80 | — |
| 3. | — | — | — | — | — | — | 6,7 | 33,3 | 60 | — |
| 4. | — | — | — | 3,3 | 10 | 3,3 | 10 | 66,7 | 6,7 | — |
| 5. | — | 7,7 | 30,8 | 15,4 | 7,7 | — | 15,4 | 22,1 | — | — |

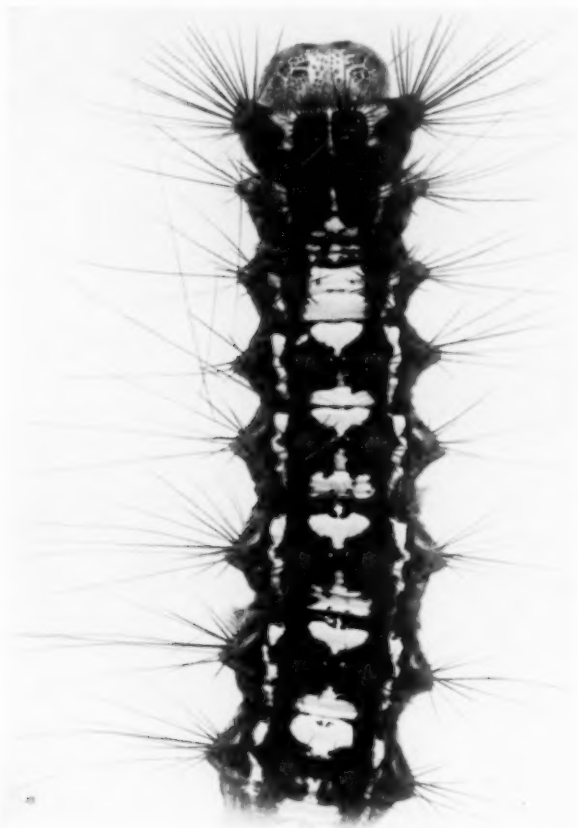


Abb. 62.

Auch für die Hokkaidorassen können wir wieder die allmähliche Verdunkelung vieler Individuen im Laufe der Entwicklung beim Studium isolierter Einzeltiere erkennen. Die betreffenden Daten sind aus den Tabellen im Anhang 5, 6 zu sehen. Wir halten also auch die Hokkaidorasse für eine einheitliche homozygote Rasse, charakterisiert durch besonders helle Raupen in jungen Stadien, die sich fortschreitend mehr oder weniger im Laufe der Entwicklung verdunkeln.

c) Zusammenfassendes.

Aus den im vorhergehenden gegebenen Daten folgt, daß man ganz allgemein die bisher studierten Rassen so charakterisieren kann:

Die europäischen Rassen sind im ganzen als dunkle Rassen zu bezeichnen, sind aber doch untereinander typisch verschieden. Das kann entweder darauf beruhen, daß sie verschiedene Faktoren a besitzen, also a_1 , a_2 usw. oder darauf, daß a mit einer verschiedenen

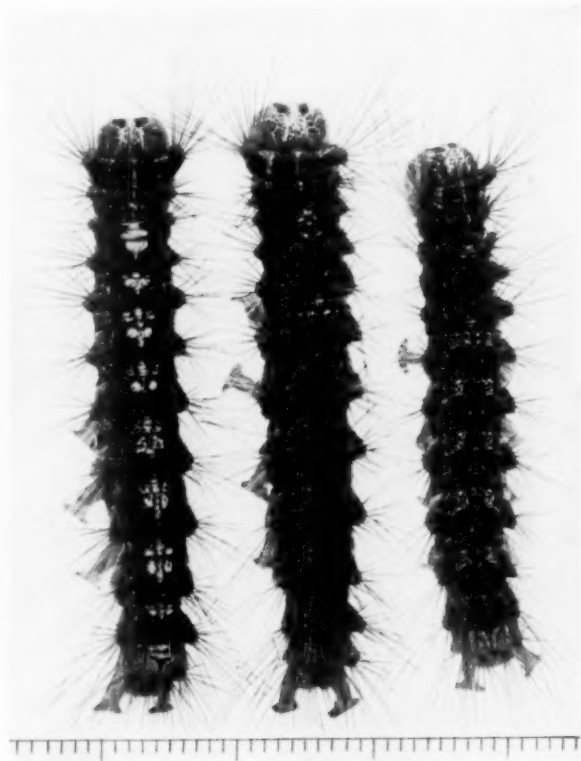


Abb. 63.

sonstigen genotypischen Anlage zusammenarbeitet. Dies ist im Kreuzungsexperiment zu untersuchen. In Deutschland kommen außerdem noch Mischrassen vor, die als Bastardgemenge zwischen AA- und aa-Tieren zu kennzeichnen sind. Erstere sind mittelhell und können wohl als durch Mutation aus letzteren entstanden gedacht werden. Die japanischen Rassen sind alle in jungen Stadien hell, also AA. Das Maß der Helligkeit ist aber typisch verschieden, kann also wieder durch verschiedenartige A_1 , A_2 usw. bedingt sein, kann aber auch auf der

Anwesenheit von Modifikationsfaktoren beruhen. Unter den verschiedenen Rassen sind nun solche, die während der ganzen Entwicklung hell bleiben, solche, die in späten Stadien etwas dunkler werden bis zu solchen, die in späten Stadien ganz dunkel sind. Wie diese Verdunkelung oder richtiger Auflösung der hellen Zeichnung durch eindringendes dunkles Pigment zu verstehen ist, wird später auseinander gesetzt werden.

3. Die Kreuzungen.

Zwischen den genannten geographischen Rassen wurden nun eine Fülle von Kreuzungen durchgeführt, die aber für die Analyse nicht gleichwertig und auch nicht vollständig sind. Dem Ausgangs-



Abb. 64.

versuch am nächsten kommen Kreuzungen zwischen rein homozygoten Rassen, von denen die eine dauernd dunkle, die andere dauernd helle Raupen besitzt. Von diesen Kreuzungen haben wir auch ziemlich vollständige Serien, da die Intersexualität nicht in die Kreuzungen hineinspielt. Dies ist außerdem noch der Fall bei Kombination dunkler europäischer Rassen mit der japanischen Hokkaidorasse; aber hier sind die Serien bereits durch Aussterben von Kombinationen und reinen Rassen unvollständig. Bei Kombinationen mit mittel- und nordjapanischen Rassen tritt nun die Intersexualität insofern störend in die

Versuche ein, als die Kombination europäisches ♀ × japanisches ♂ intersexuelle ♀ ergibt, die nicht mehr fortpflanzungsfähig sind, so daß alle Kombinationen mit solchen ♀ aus der Serie ausfallen. Endlich haben wir die meisten Kombinationen mit den heterozygoten Mischrassen Schneidemühl und Aomori, bei denen im Einzelfalle genau die gametische Beschaffenheit der Eltern zu eruieren wäre, bevor Schlüsse aus den Kreuzungen gezogen werden können, fortgelassen.

a) Erste Serie.

A. Kreuzungen der Rassen Berlin und Kumamoto.

Die Rasse Berlin hat dauernd dunkle Raupen der Klasse I; die Rasse Kumamoto dauernd helle der Klassen VII—X.



Abb. 65.

α) Die F₁-Generation.

Folgendes sind die F₁-Resultate in der üblichen statistischen Darstellung (s. nächste Seite).

Die F₁-Generation zeigt also zunächst wieder wie bei dem Ausgangsversuch leichte Matroklinie, da die Individuen mit Kumamoto-Mutter im Durchschnitt etwas heller sind wie die mit Berlin-Mutter. Bei der 3. und mehr nach der 4. Häutung (die 5. wurde leider nicht aufgenommen) tritt dann die Verschiebung nach der dunkeln Seite, der uns jetzt wohl bekannte »Dominanzwechsel« ein, der ebenfalls, wie die Mittelwerte

Berlin ♀ × Kumamoto ♂ XB 7, 1917 und
Kumamoto ♀ × Berlin ♂ XB 13, 1917.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | M |
|---------------------|------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|------|
| Nach d. 2. Häutung: | | | | | | | | | | | |
| B ♀ × K ♂ | — | — | — | — | — | 2,57 | 7,73 | 31,96 | 57,73 | — | 8,45 |
| K ♀ × B ♂ | — | — | — | — | — | 0,65 | 1,30 | 13,03 | 83,39 | 1,62 | 8,84 |
| Nach d. 3. Häutung: | | | | | | | | | | | |
| B ♀ × K ♂ | — | — | 0,51 | 4,12 | 7,21 | 10,3 | 27,83 | 34,54 | 15,46 | — | 7,26 |
| K ♀ × B ♂ | 1 | 0,5 | 2 | 7 | 15,5 | 11,5 | 30 | 29 | 4 | — | 6,61 |
| Nach d. 4. Häutung: | | | | | | | | | | | |
| B ♀ × K ♂ | 5,32 | 7,45 | 23,41 | 20,68 | 19,08 | 9,05 | 10,11 | 4,79 | — | — | 4,32 |
| K ♀ × B ♂ | 4,37 | 5,46 | 12,62 | 24,53 | 23,49 | 20,21 | 5,46 | 3,82 | — | — | 4,59 |

der 4. Häutung zeigen, eine leichte Matroklinie beibehält. In Textabb. 64 und 65 sind Photographien der Individuen der reziproken Kreuzungen nach der 4. Häutung wiedergegeben.

β) Die F₂-Generation.

Die vier Arten von F₂-Zuchten ergeben das folgende Resultat. (Die Mutter wird immer an erster Stelle geschrieben):

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|----------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|
| Nach der 2. Häutung: | | | | | | | | | | |
| B × K ² YB 10 | 15,22 | 2,17 | 4,35 | — | 2,17 | 6,52 | 15,22 | 30,43 | 17,39 | 6,52 |
| K × B (B × K) YB 9 | — | — | 1,19 | 2,38 | 3,57 | 20,24 | 17,86 | 39,29 | 15,48 | — |
| B × K (K × B) YB 8 | 22,10 | 3,87 | 4,97 | 2,76 | 4,42 | 8,84 | 22,65 | 27,66 | 2,76 | — |
| K × B ² YB 7 | — | — | 1,45 | 8,7 | 11,6 | 10,14 | 8,69 | 23,19 | 27,54 | 8,69 |
| Nach der 3. Häutung: | | | | | | | | | | |
| B × K ² | 15,22 | — | 6,52 | 4,34 | — | 13,04 | 21,74 | 15,22 | 17,39 | 6,52 |
| K × B (B × K) | — | 1,19 | 2,38 | 9,52 | 5,95 | 15,47 | 30,95 | 29,76 | 4,76 | — |
| B × K (K × B) | 25,29 | 5,75 | 6,89 | 8,62 | 6,90 | 11,49 | 14,37 | 19,54 | 1,15 | — |
| K × B ² | — | 2,9 | 11,59 | 8,7 | 13,05 | 15,94 | 23,19 | 18,84 | 2,9 | 2,9 |
| Nach der 4. Häutung: | | | | | | | | | | |
| B × K ² | 17,39 | 4,35 | 15,22 | 15,22 | 13,04 | 6,52 | 4,35 | 13,04 | 8,69 | 2,17 |
| K × B (B × K) | 5,94 | 10,71 | 15,47 | 11,90 | 15,47 | 16,66 | 11,90 | 4,76 | 5,94 | 1,19 |
| B × K (K × B) | 30,26 | 9,21 | 9,87 | 13,18 | 8,55 | 8,55 | 9,87 | 9,21 | 1,32 | — |
| K × B ² | 2,90 | 8,69 | 18,85 | 14,49 | 8,7 | 8,7 | 8,69 | 14,50 | 11,59 | 2,90 |

Der Habitus von drei dieser Kombinationen nach der 4. Häutung geht aus der Textabb. 66—68 hervor. In Textabb. 69 sind ferner die Ergebnisse nach der 2. und 4. Häutung graphisch dargestellt.

Diese F_2 -Kombinationen zeigen nun wieder außerordentlich merkwürdige Verhältnisse, indem die vier F_2 -Zuchten wieder wie im Aus-



Abb. 66.



Abb. 67.

gangsfall typisch verschieden sind. Die Verschiedenheit ist wieder nicht eine unregelmäßige, sondern zeigt, wie ein Blick auf Tabellen und Kurven demonstriert, eine scharfe Gesetzmäßigkeit. Zunächst



Abb. 68.

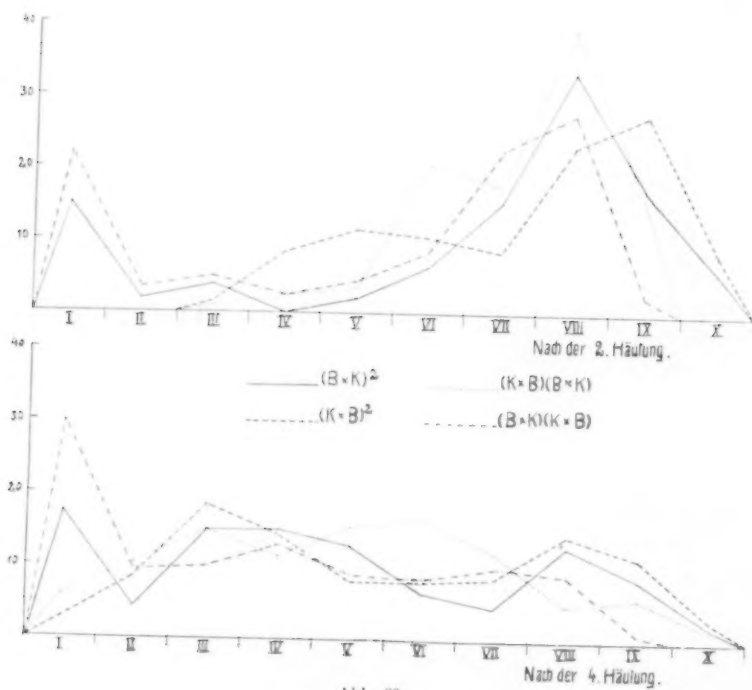


Abb. 69.

bemerken wir, daß die vier Zuchten einander paarweise ähneln: $(B \times K)^2$ und $(B \times K) (K \times B)$ zeigen ähnliche Verteilung der Individuen auf die zehn Klassen, wie vor allem mühelos die Kurven erkennen lassen. Andererseits trifft das gleiche für die beiden Kombinationen $(K \times B)^2$ und $(K \times B) (B \times K)$ zu, und zwar bleibt diese Gruppierung trotz aller Veränderungen durch alle Häutungen konstant. Betrachten wir zunächst die erste Gruppe, indem wir zunächst die weiteren Verschiedenheiten zwischen $(B \times K)^2$ und $(B \times K) (K \times B)$ außer acht lassen. Wir erkennen da zunächst, daß die typische Spaltung in $1 aa : 2 Aa : 1 AA$ stattgefunden hat. Bei $(B \times K)^2$ finden sich nach der 2. Häutung die 25% aa-Individuen über die ersten drei Klassen verteilt, bei $(B \times K) (K \times B)$ fast alle in der I. Klasse. In der Tabelle ist die Lage der aa- und AA-Tiere durch Klammern gekennzeichnet. Aus der Kurve ergibt sich diese Spaltung sinnfällig. Die AA-Individuen aber zeigen die nach den F_1 -Resultaten zu erwartende transgredierende Variabilität mit den Aa-Individuen, die in den jungen Stadien ziemlich konstant ist. Diese $1 : 2 : 1$ -Spaltung wird nun mit fortschreitender Entwicklung deutlicher, da ja der so oft besprochene »Dominanzwechsel« der Aa-Tiere eintritt, durch den die Heterozygoten stark dunkeln und sich damit ziemlich von der transgredierenden Variabilität mit den AA-Individuen lösen. So finden wir denn nach der 4. Häutung die zu erwartende dreigipflige Kurve mit 25% aa-Tieren, 50% Aa transgredierend nach beiden Seiten und 25% AA. Dies ist aus den Kurven deutlich zu sehen und bedarf wohl keiner näheren Erörterung.

Diese beiden Kombinationen unterscheiden sich nun aber während der ganzen Entwicklung typisch voneinander: $(B \times K)^2$ steht dauernd mehr rechts als $(B \times K) (K \times B)$, und zwar trifft dies gleichmäßig für die aa-, Aa- und AA-Kurvenbezirke zu, sowohl nach der 2. wie nach der 4. Häutung. Die aa-Tiere finden sich bei der ersten Kombination zunächst in den drei ersten Klassen und sind auch nach der 4. Häutung noch nicht alle in der I. Klasse wie die reine Berlinrasse; sie sind also etwas zu hell geraten. Die Heterozygoten variieren im ersten Falle von der V. zur VIII. Klasse, im zweiten aber von der III. zur VIII. Klasse. Die reinen AA-Tiere finden sich aber im ersten Falle in der IX. und X. Klasse, im anderen Falle größtenteils in der VIII. Klasse. Genau das gleiche Bild haben wir nach der 4. Häutung: auch hier im ersten Falle die aa-Tiere noch nach der III. Klasse zu variierend, im zweiten Falle alle in der I. Klasse; die Aa-Tiere im ersten Falle nur bis zur III. Klasse herüber geschoben, im zweiten Falle bis zur I. Klasse, und die AA-Individuen im ersten Falle noch in der VIII.—X. Klasse, im zweiten Falle in der VI.—IX. Klasse.

Ganz anders sieht nun das F_2 -Bild der beiden anderen Kombinationen aus. Zunächst scheint nach der 2. Häutung bei den Kombina-

tionen $(K \times B)^2$ und $(K \times B) (B \times K)$ überhaupt keine Spaltung eingetreten zu sein: Die reinen Rezessiven fehlen scheinbar, die Reihe beginnt erst mit der III. Klasse und zeigt eine sehr schiefe zweigipflige Kurve, mit einem Gipfel in den mittleren und einem in den hellsten Klassen. Mit fortschreitender Entwicklung tritt dann eine Verschiebung ein, die schließlich dazu führt, daß nach der 4. Häutung eine Verteilung zu erkennen ist, die den beiden andern Kombinationen so ähnlich geworden ist, daß man wohl sagen kann, daß hier die Spaltung $1 : 2 : 1$ nunmehr auch sichtbar wird. Bei Betrachtung der Kurven kann man sich wohl nicht dem Eindruck entziehen, daß die beiden jetzt betrachteten Kombinationen sich von den vorher betrachteten nur dadurch unterscheiden, daß die Spaltung erst in späteren Entwicklungsstadien in Erscheinung tritt. Wenn wir uns dann erinnern, daß wir bereits früher feststellten, daß die dunkeln aa-Formen nicht solche sind, denen die helle Zeichnung fehlt, sondern solche, deren helle Zeichnung sehr früh verdunkelt wird, so erkennen wir, daß in den jetzt besprochenen Kombinationen die reinen Rezessiven sich dadurch auszeichnen, daß der Verdunkelungsprozeß stark verlangsamt ist. Der bei den ersten Kombinationen, nämlich $(B \times K)^2$, gefundene etwas hellere Typ der herausgespaltenen aa-Individuen erscheint dann als ein Übergang zu der hier betrachteten noch späteren Verdunkelung.

Auch bei dieser Gruppe unterscheiden sich wieder die beiden Kombinationen: Die Zucht $(K \times B) (B \times K)$ ist im allgemeinen etwas dunkler als die Kombination $(K \times B)^2$, wie es die Kurven deutlich zeigen.

Das Ergebnis dieser F_2 -Zuchten läßt sofort erkennen, daß es sich um etwas prinzipiell Ähnliches wie beim früher analysierten Ausgangsversuch handelt, wenn auch Einzelheiten anders erscheinen.

2) Die Rückkreuzungen.

Von den acht Rückkreuzungsmöglichkeiten liegen sechs vor, und zwar die vier Kombinationen von Heterozygoten mit Rezessiven und zwei der Kombinationen der Heterozygoten mit den Dominanten. Die folgende Tabelle auf S. 177 gibt die Resultate.

Zur Illustration der Unterschiede zwischen den $Aa \times aa$ -Rückkreuzungen, die im reinen Mendelfall ja identisch sein mußten, dienen die Textabb. 70 der Kombination $(B \times K) \times B$ und 71 von $B \times (B \times K)$; ebenso für die Differenzen der Kreuzungen $AA \times Aa$ die Textabb. 72 von $(B \times K) \times K$ und 73 von $(K \times B) \times K$, alle nach der 4. Häutung photographiert. Auch diese Resultate sind zur besseren Verdeutlichung wieder in Textabb. 74 und 75 graphisch dargestellt. Die Analyse dieser Resultate erfolgt im allgemeinen Teil.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|-------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Nach der 2. Häutung: | | | | | | | | | | |
| $B \times (B \times K)$ YB 16, 1918 | 31,60 | 32,55 | 15,57 | 8,02 | 8,02 | 4,24 | — | — | — | — |
| $B \times (K \times B)$ YB 19, 1918 | 49,71 | — | 2,92 | 4,09 | 4,67 | 21,64 | 14,04 | 2,92 | — | — |
| $(B \times K) \times B$ YB 15, 1918 | 52,63 | 11,12 | 13,82 | 3,29 | 8,23 | 10,58 | 1,32 | — | — | — |
| $(K \times B) \times B$ YB 18, 1918 | — | 6,67 | 22,22 | 26,67 | 17,78 | 15,56 | 6,67 | 2,22 | 2,22 | — |
| Nach der 3. Häutung: | | | | | | | | | | |
| $B \times (B \times K)$ | 47,55 | 30,88 | 16,18 | 2,94 | 0,98 | 1,47 | — | — | — | — |
| $B \times (K \times B)$ | 48,84 | 8,72 | 9,88 | 12,79 | 6,98 | 9,30 | 2,33 | 1,16 | — | — |
| $(B \times K) \times B$ | 63,58 | 10,59 | 8,6 | 9,93 | 7,28 | — | — | — | — | — |
| $(K \times B) \times B$ | 6,82 | 13,64 | 27,27 | 24,99 | 13,63 | 9,09 | 2,27 | 2,27 | — | — |
| Nach der 4. Häutung: | | | | | | | | | | |
| $B \times (B \times K)$ | 46,11 | 28,50 | 20,73 | 4,14 | 0,51 | — | — | — | — | — |
| $B \times (K \times B)$ | 62,42 | 15,15 | 13,94 | 5,45 | 3,02 | — | — | — | — | — |
| $(B \times K) \times B$ | 58,45 | 17,60 | 13,38 | 7,74 | 2,81 | — | — | — | — | — |
| $(K \times B) \times B$ | 22,73 | 31,82 | 25 | 15,91 | 4,54 | — | — | — | — | — |
| Nach der 2. Häutung: | | | | | | | | | | |
| $(B \times K) \times K$ YB 17, 1918 | — | — | — | — | — | 4,8 | 9,6 | 62,4 | 23,2 | — |
| $(K \times B) \times K$ YB 20, 1918 | — | — | — | — | — | — | 1,04 | 31,25 | 34,88 | 33,33 |
| Nach der 3. Häutung: | | | | | | | | | | |
| $(B \times K) \times K$ | — | — | — | — | 2,5 | 5,83 | 10,83 | 55 | 21,67 | 4,16 |
| $(K \times B) \times K$ | — | — | — | — | 1,06 | 2,13 | 6,38 | 29,79 | 35,11 | 25,53 |
| Nach der 4. Häutung: | | | | | | | | | | |
| $(B \times K) \times K$ | — | — | — | 1,01 | 5,04 | 16,16 | 8,08 | 30,3 | 32,32 | 7,07 |
| $(K \times B) \times K$ | 1,19 | 3,57 | 1,19 | — | 2,38 | 9,52 | 11,90 | 27,38 | 19,05 | 23,81 |



Abb. 70.



Abb. 71.



Abb. 72.

B. Kreuzungen der Rassen Berlin und Ogi.

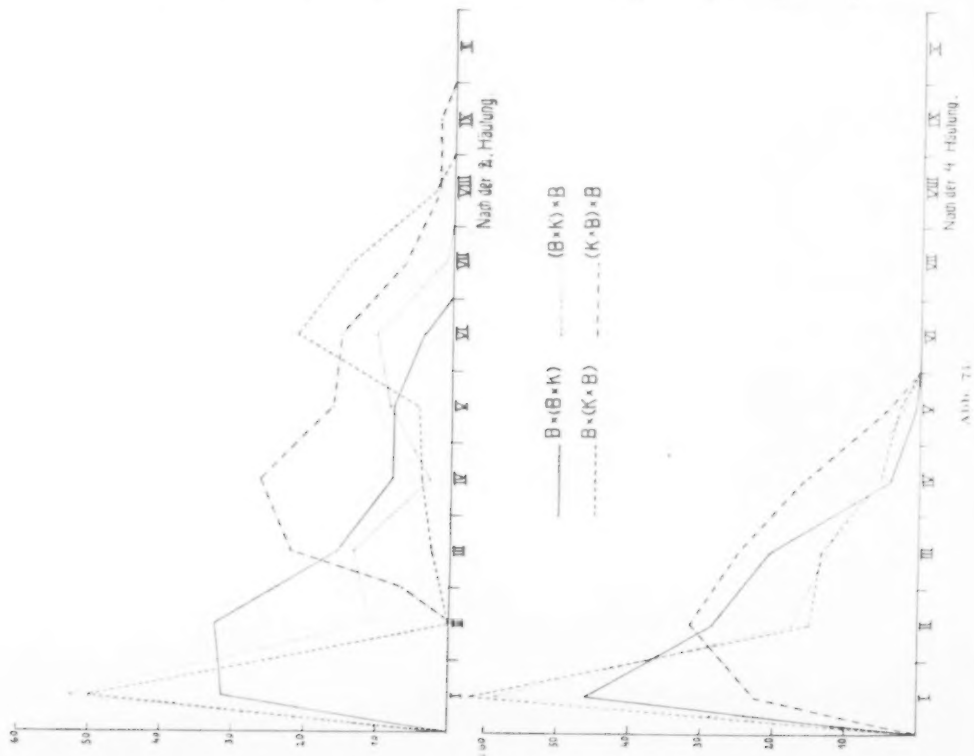
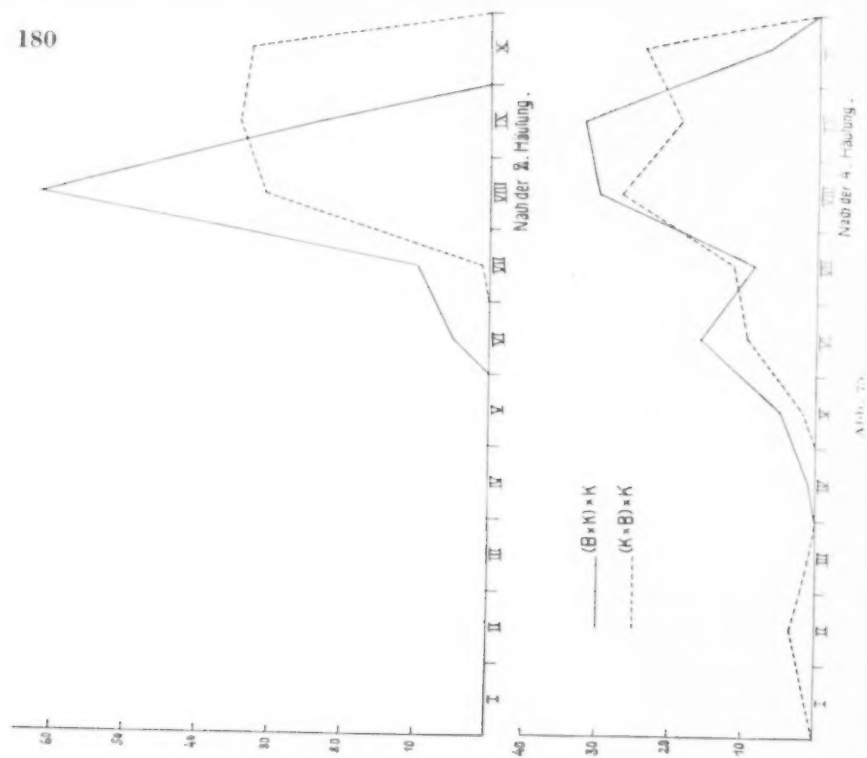
Wir erinnern an das früher ausführlich geschilderte Verhalten der Rasse Ogi, das sich am bequemsten an der Kurve Textabb. 130 ablesen läßt. Es ist eine zunächst recht helle Rasse, deren Raupen nach der Häutung mehr oder weniger dunkeln und schließlich im Mittel zwischen den Klassen IV und V anlangen. Die Rasse setzt also die Reihe fort, die mit der dauernd hellen Kumamotorasse beginnt und dann zu der wenig nachdunkelnden Rasse *japonica* X führt. Bei den Kreuzungen dieser Kombination tritt nun die Intersexualität störend auf, denn die Kombination Berlin ♀ × Ogi ♂ liefert nur intersexuelle ♀, so daß eine Fortführung dieser Kombination in der weiblichen Linie unmöglich ist. So wird also nur ein Teil der F₂-Kombinationen erhalten.



Abb. 73.

c) Die F₁-Generation.

Wie die folgende Tabelle zeigt, ist die Variabilität der F₁-Individuen eine beträchtliche, aber im Rahmen einer nur leicht schiefen eingipfligen Kurve. Man kann das Verhalten nach der 2. Häutung als intermediär mit leichter Dominanz der hellen Rasse bezeichnen. Die Tabelle, ebenso wie die Kurve Textabb. 76 zeigen ferner, daß die beiden reziproken Kreuzungen deutlich matrokin sind: O × B ist heller als B × O. In den späteren Raupenstadien tritt dann die uns so wohlbekannte Verschiebung des Typus nach der dunkeln Seite hin ein, und zwar ist hier wieder die Kreuzung B × O Berlin ähnlicher und O × B Ogi ähnlicher, wie die Kurven deutlich zeigen. Die Differenz ist auch kenntlich an



den Photogrammen der beiden F_1 , die in Textabb. 77 und 78 wiedergegeben sind und gleichzeitig die typische Veränderung der Zeichnungselemente nach der 4. Häutung demonstriert. Nicht ganz so deutlich,

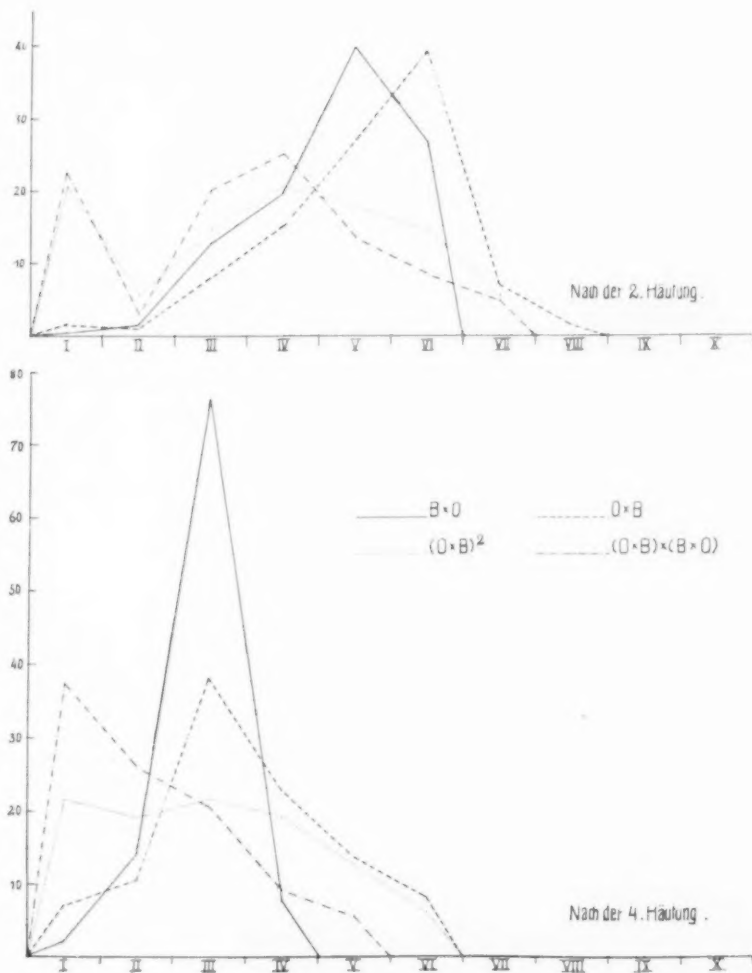


Abb. 76.

aber immerhin erkennbar, ist der gleiche Vorgang in einer 1921 ausgeführten Wiederholung, von der in Abb. 77a—d die Stadien von 2.—5. Häutung für die Kombination $B \times O$ und in 78a—d für die Kombination $O \times B$ wiedergegeben sind.



Abb. 77.

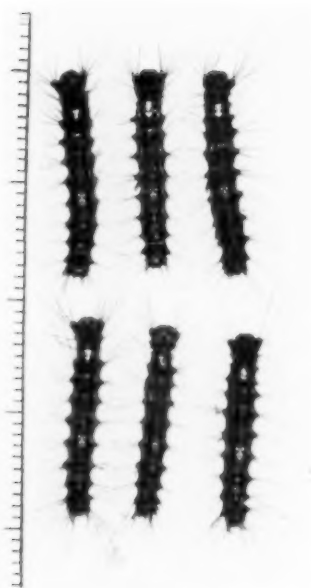


Abb. 77 a.

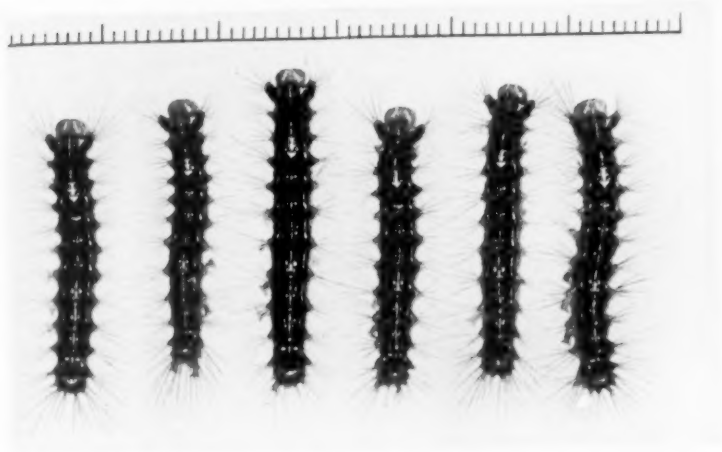


Abb. 77 b

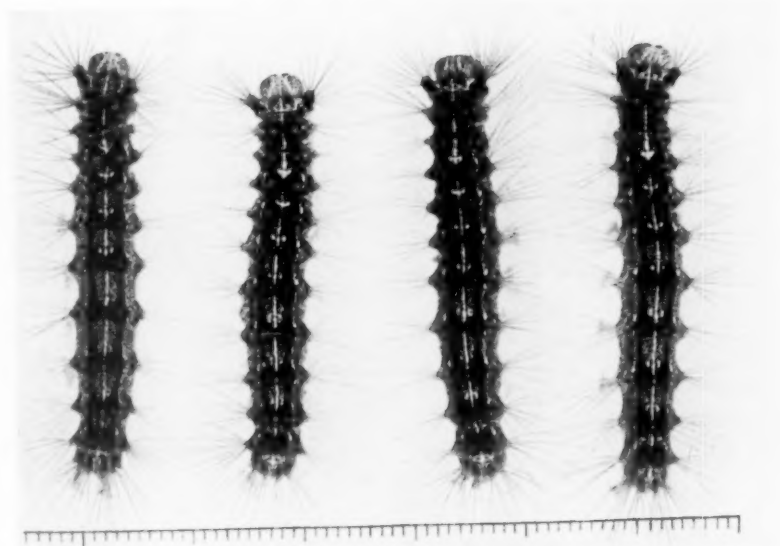


Abb. 77 c.

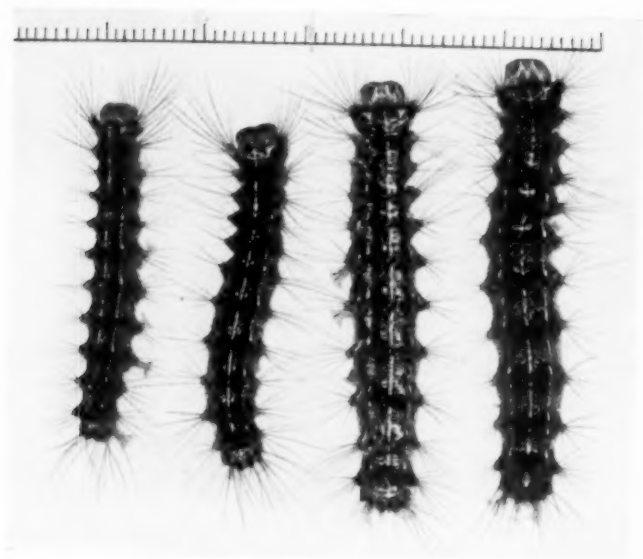


Abb. 77 d.



Abb. 78.

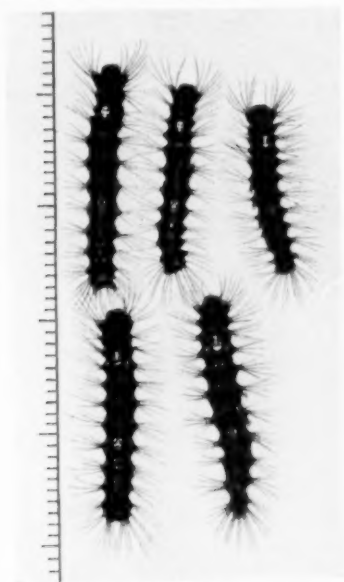


Abb. 78 a.

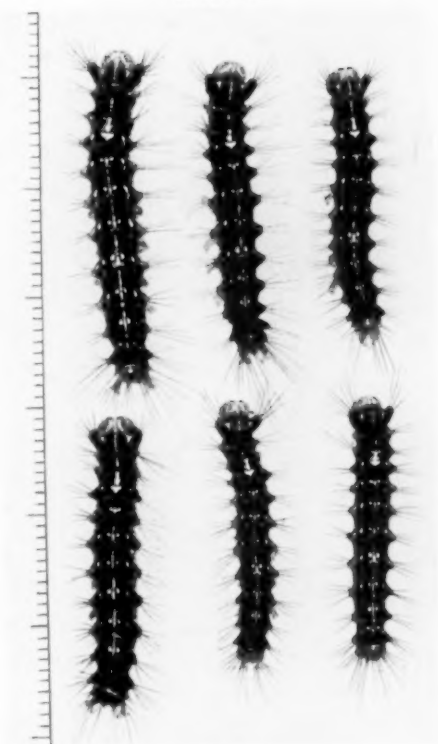


Abb. 78 b.

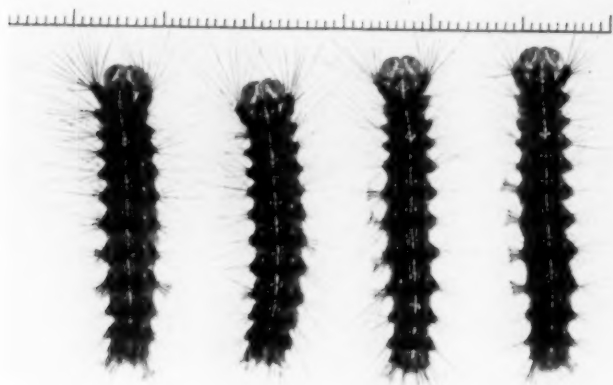


Abb. 78 c.

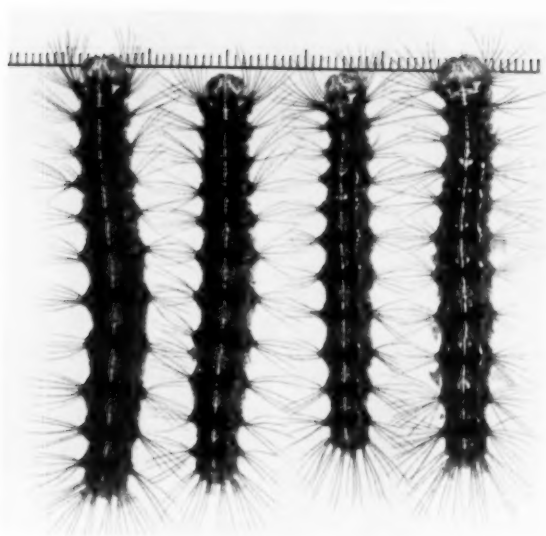


Abb. 78 d.

1. F_1 Berlin \times *Ogi* und reziprok.

| Kombination | I | II | III | V | VI | VI | VII | VIII | IX | X |
|---|------|-------|-------|-------|-------|-------|------|------|----|---|
| Nach der $\{ B \times O \times B \ 9, 1917$ | 0,69 | 1,39 | 12,49 | 19,42 | 39,58 | 26,39 | — | — | — | — |
| 2. Häutg. $\{ O \times B \times B \ 10, 1917$ | 1,54 | 1,09 | 8,15 | 15,21 | 27,17 | 39,13 | 7,07 | 1,63 | — | — |
| Nach der $\{ B \times O \ . . .$ | — | 2,77 | 34,03 | 29,16 | 27,08 | 6,94 | — | — | — | — |
| 3. Häutg. $\{ O \times B \ . . .$ | — | 4,92 | 23,46 | 13,66 | 21,85 | 27,32 | 8,19 | 0,54 | — | — |
| Nach der $\{ B \times O \ . . .$ | 2,24 | 14,18 | 76,12 | 7,46 | — | — | — | — | — | — |
| 4. Häutg. $\{ O \times B \ . . .$ | 7,10 | 10,38 | 38,30 | 22,40 | 13,65 | 8,19 | — | — | — | — |

j) Die F_2 -Generation.

Wie gesagt, ist diese nur in der mütterlichen Linie *Ogi* möglich. Wie die folgende Tabelle zeigt, tritt wieder die einfache Spaltung 3 : 1 auf, 21 bzw. 22% der Individuen finden sich in Klasse I, der Rest zu 25% in Klasse II. Wir wollen nicht entscheiden, ob wirklich ein paar



Abb. 79.

Prozent der reinen Rezessiven in Klasse II sind, oder ob es sich da nur um kleine Schwankungen der Beurteilung bei der Statistik handelt. Dagegen ist bemerkenswert, daß die reinen Dominanten in beiden Zuchten nicht so sind wie bei der reinen *Ogirasse*. Die einfache und doppelreziproke F_2 sind außerdem etwas verschieden, nämlich die erste im Durchschnitt etwas heller, wie die Kurve Textabb. 76 deutlich erkennen läßt. Nach der 4. Häutung wird der Unterschied noch deutlicher, da hier sowohl die Heterozygoten Aa wie die Dominanten AA

bei der doppelreziproken Kreuzung beträchtlich dunkler sind als bei der einfachen, wie ebenfalls die gleiche Kurve gut zeigt. Die Erscheinung, die uns also hier wieder begegnet, ist, daß die reinen Dominanten nicht so aussehen wie bei der reinen Rasse, daß sie gewissermaßen etwas nach der Richtung der anderen Rasse hinübergezogen sind. Dies zeigt sich auch in der Photographie Textabb. 79, deren hellste Tiere kaum den Mitteltyp von Ogi erreichen.

2. F₂ Ogi × Berlin.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|--|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|------|----|---|
| Nach der 2. Häutung: | | | | | | | | | | |
| O × B ² YB 13, 1918 | 20.59 | 5.88 | 14.71 | 20.59 | 17.64 | 14.7 | 5.88 | — | — | — |
| O × B × (B × O) YB 12, 1918 | 22.11 | 3.16 | 20 | 27.37 | 13.68 | 8.42 | 5.26 | — | — | — |
| Nach der 3. Häutung: | | | | | | | | | | |
| O × B ² | 24.24 | 3.03 | 12.12 | 12.12 | 21.21 | 18.18 | 9.09 | — | — | — |
| O × B × (B × O) | 23.40 | 8.51 | 21.28 | 11.70 | 23.40 | 11.71 | — | — | — | — |
| Nach der 4. Häutung: | | | | | | | | | | |
| O × B ² | 21.88 | 18.75 | 21.87 | 18.75 | 12.49 | 6.25 | — | — | — | — |
| O × B × (B × O) | 37.93 | 26.44 | 20.69 | 9.2 | 5.75 | — | — | — | — | — |

γ) Die Rückkreuzungen.

Von den acht denkbaren Rückkreuzungen sind sechs möglich und wurden ausgeführt. Die Resultate gibt die folgende Tabelle wieder:

3. Rückkreuzungen Berlin × Ogi.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|-------------------------|-------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|---|
| Nach der 2. Häutung: | | | | | | | | | | |
| B × (B × O) YB 24, 1918 | 56.62 | 5.15 | 15.49 | 14.7 | 7.35 | 0.73 | — | — | — | — |
| B × (O × B) YB 27, 1918 | 44.8 | 1.6 | 8 | 16 | 27.2 | 2.4 | — | — | — | — |
| O × B × B YB 26, 1918 | 47.24 | 18.11 | 18.11 | 11.82 | 4.72 | — | — | — | — | — |
| O × B × O YB 28, 1918 | — | — | — | — | 2.76 | 15.17 | 39.31 | 42.07 | 0.69 | — |
| O × (B × O) YB 25, 1918 | — | — | 10.42 | 19.62 | 28.64 | 28.84 | 11.66 | 0.61 | — | — |
| O × O × B YB 29, 1918 | — | — | 7.86 | 7.87 | 19.1 | 43.82 | 17.97 | 3.37 | — | — |
| Nach der 3. Häutung | B × (B × O) | 56.09 | 15.45 | 16.26 | 7.31 | 4.87 | — | — | — | — |
| | B × (O × B) | 50.46 | 7.34 | 24.77 | 13.76 | 3.66 | — | — | — | — |
| | (O × B) × B | 48 | 20 | 24.80 | 6.40 | 0.80 | — | — | — | — |
| | O × B × O | — | — | — | — | 18.46 | 32.31 | 46.15 | 3.08 | — |
| Nach der 4. Häutung | O × (B × O) | — | 1.88 | 13.75 | 21.24 | 21.87 | 27.5 | 12.5 | — | — |
| | O × (O × B) | — | — | 5.62 | 5.62 | 16.86 | 25.84 | 31.46 | 14.60 | — |
| | B × (B × O) | 57.14 | 16.19 | 20.95 | 5.71 | — | — | — | — | — |
| | B × (O × B) | 57.28 | 15.53 | 22.32 | 4.85 | — | — | — | — | — |
| Nach der 4. Häutung | (O × B) × B | 59.09 | 25.45 | 13.64 | 1.82 | — | — | — | — | — |
| | O × B × O | — | — | — | 1.78 | 12.51 | 32.14 | 41.07 | 12.5 | — |
| | O × (B × O) | 4.14 | 10.34 | 11.04 | 19.99 | 25.52 | 19.31 | 8.28 | 1.38 | — |
| | O × (O × B) | 2.27 | 10.23 | 19.32 | 21.59 | 17.09 | 15.91 | 11.36 | 2.27 | — |

Nach Erwartung finden sich in den drei Kombinationen, die in Aa und aa spalten sollen, annähernd 50% reine Rezessive in Klasse I und die Heterozygoten in ähnlicher Weise variierend wie in F₂. Bei den Kombinationen, in denen $\frac{1}{2}$ Aa : $\frac{1}{2}$ AA zu erwarten ist, finden sich

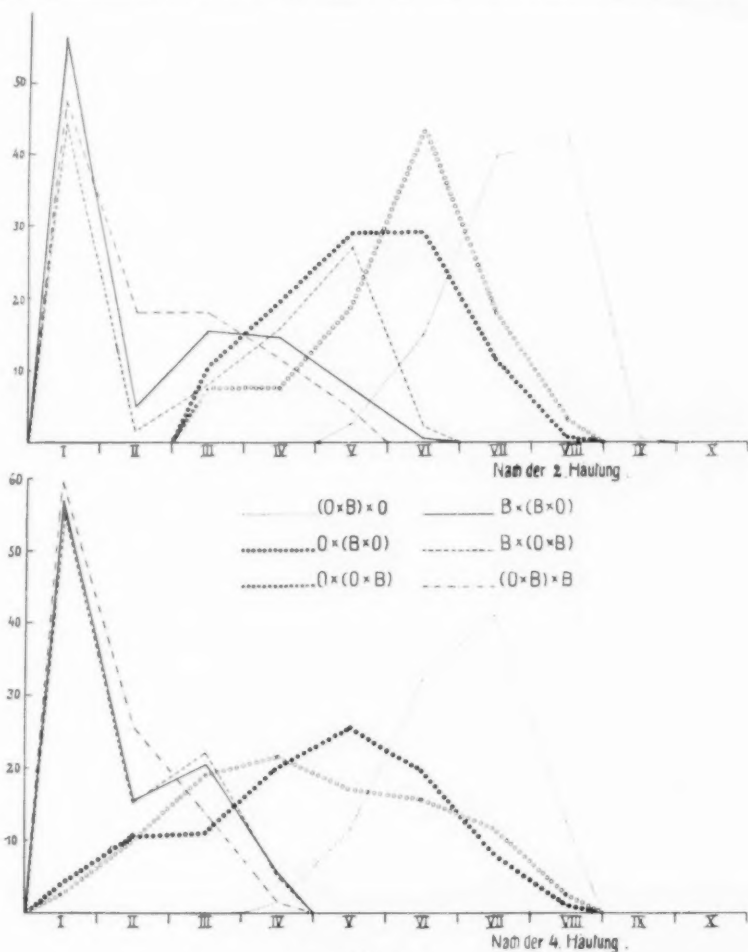


Abb. 80.

nach Erwartung alle Individuen auf der helleren Seite der Reihe mit einer gewissen Variation nach links. Nach der 4. Häutung haben wir dann die wohlbekannte Verschiebung nach links. Wenn wir nun die Kurven dieser Kombinationen in Textabb. 80 etwas genauer betrachten, so müssen wir erwarten, daß die Aa-Individuen identisch sind, gleichgültig ob sie aus Aa x AA oder Aa x aa herauspalten. Tatsächlich

zeigen aber die Kurven, daß dem nicht so ist. Die den Heterozygoten entsprechenden Kurvenbezirke der Kombinationen des ersten und zweiten Typus, decken sich nicht nur nicht, sondern sind sogar nur wenig



Abb. 81.



Abb. 82.

transgredierend. Nur bei den einzigen Kombinationen $O \times (B \times O)$ und $B \times (O \times B)$ ist die Deckung nach der 2. Häutung vorhanden, nach der 4. ist sie aber wieder verschwunden. Schon dies zeigt uns, daß wir wohl wieder ähnlichen Gesetzmäßigkeiten gegenüberstehen wie bei den

vorher analysierten Kreuzungen. Zur Illustration seien wieder von je einer Kreuzung der beiden Typen Photogramme gegeben, nämlich von $(O \times B) \times O$ und $B \times (O \times B)$ in Textabb. 81 und 82. Die erstere Kreuzung enthält dann wieder, genau wie wir es bei den entsprechenden Kumamotokombinationen sahen, den reinen Ogityp, der in F_2 nicht auftrat.

b) Zweite Serie.

Als zweite Serie seien Kreuzungskombinationen wiedergegeben, die sich von den bisher besprochenen verschieden verhalten.

A. Kreuzungen der Rassen *Fiume* und *Kumamoto*.

Die Rasse *Fiume* war eine europäische Rasse, die sich in ihrer Zeichnung wesentlich von den übrigen unterschied. Wir hatten die dort vorhandenen Zeichnungselemente in die Klassen I—III registriert und bereits bemerkt, daß es bei den jungen Raupen sehr schwer ist, die Klassifizierung durchzuführen. So zeigt sich denn auch bei allen Kreuzungen mit dieser Rasse eine Unsicherheit der Durchführung der Statistik, wenn die drei ersten Klassen in Betracht kommen. Es kann so vorkommen, daß nach der 2. Häutung, sagen wir 25% der Klasse I registriert sind, aber nach der 3. Häutung die gleichen Tiere sich über Klasse I—III verteilen, obwohl doch ein Hellerwerden nicht vorkommt. Bei Betrachtung der reinen Rezessiven sind also hier stets die drei ersten Klassen zu berücksichtigen. Die Berechtigung dazu geht übrigens außer der Beobachtung auch ohne weiteres aus den Kurven hervor.

a) Die F_1 -Generation.

Die folgende Tabelle (S. 193) gibt die Resultate in F_1 wieder für je drei Zuchten jeder Richtung. Der helle Kumamototyp erweist sich wieder als mehr oder weniger dominant. Aber auch hier macht sich mit fortschreitendem Wachstum der Einfluß der dunkeln Rasse mehr geltend und es tritt eine langsame Verschiebung der Kurve nach der linken Seite ein. Es ist ferner ganz deutlich, daß dieser Einfluß ganz ausgesprochen matroclin ist, da er, wie ein Blick auf die Tabelle lehrt, in den drei Kombinationen $F \times K$ viel stärker ist als in den andern drei $K \times F$. In Textabb. 83 sind nur für die beiden am wenigsten matroclinen Zuchten die Kurven gegeben, weil nur von ihnen F_2 und Rückkreuzungen gezogen wurden.

β) Die F_2 -Generation.

In F_2 tritt nun eine typische Spaltung 3 : 1 ein, die bei dieser Kreuzung dadurch deutlicher wird als in den bisher betrachteten Fällen, daß die Heterozygoten mehr Dominanz zeigen, also weniger nach der dunkeln Seite fluktuieren und somit keine transgredierende Variabili-

tät zeigen. Das zeigt sich besonders in den Kurven 83, wo der den 25% Rezessiven aa entsprechende Kurvengipfel von dem zweiten Gipfel der 75% Aa- + AA-Individuen völlig getrennt ist. Zu den Tabellen ist zu bemerken, daß die beiden Zuchten WA 34 und 35 kranke Zuchten

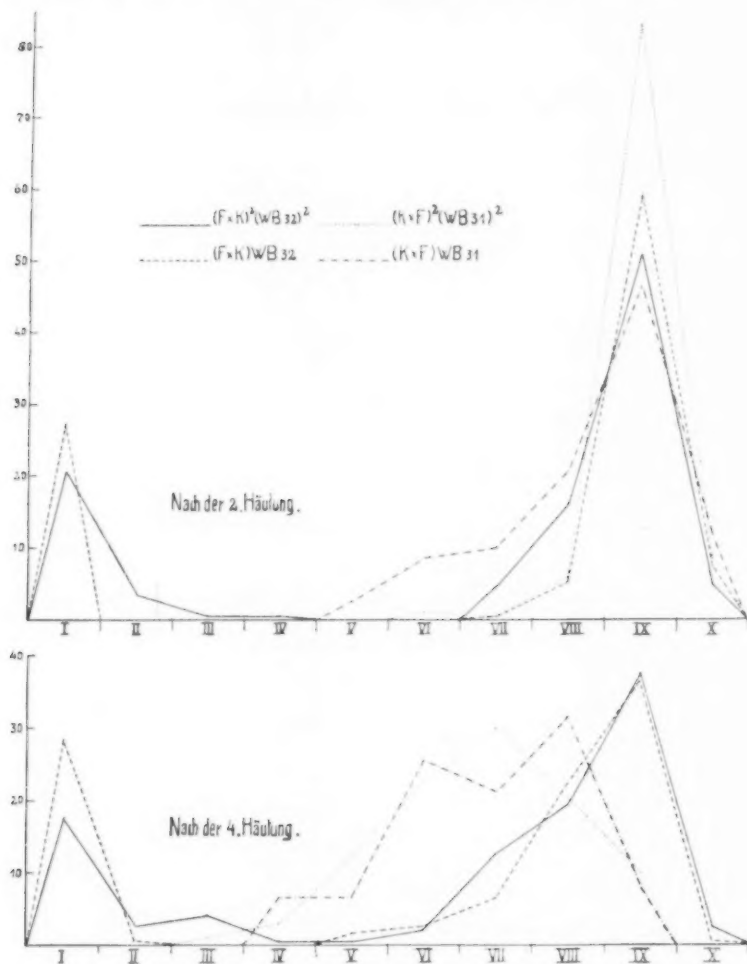


Abb. 83.

waren, die dann ausstarben. Ihre relativ hohen Zahlen der Rezessiven haben keine besondere Bedeutung. In den späteren Stadien findet dann eine nicht besonders starke Verschiebung der Heterozygoten nach der dunklen Seite hin statt, während die reinen Dominanten, entsprechend dem Kumamotocharakter hell bleiben. Wir müssen nun

1. F₁ aus Fiume × Kumamoto und reziprok.

| Kombination | | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|------------------------|---------------------------|-----|------|------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Nach der 2. Häutung | F × K VA 29, 1915 | — | — | — | — | 1,2 | 13,9 | 53,5 | 31,4 | — | — |
| | F × K VA 31, 1915 | — | — | — | — | — | — | 29,6 | 58,3 | 12,1 | — |
| | F × K WB 32, 1916 | — | — | — | — | — | 1,01 | 0,5 | 6,57 | 82,83 | 9,09 |
| | K × F VA 30, 1915 | — | — | — | — | — | 2,7 | 44,4 | 43,1 | 9,8 | — |
| | K × F VA 32, 1915 | — | — | — | — | 1,7 | 12,3 | 63,2 | 27,8 | — | — |
| | K × F WB 31, 1916 | — | — | — | — | 2,9 | 8,7 | 10,15 | 20,29 | 46,38 | 11,59 |
| Nach der 3. Häutung | F × K . . . | — | — | — | 3,9 | 28,3 | 33,9 | 32 | 1,9 | — | — |
| | F × K . . . | — | — | — | — | — | 2,4 | 34,1 | 51,3 | 12,2 | — |
| | F × K . . . | — | — | — | — | — | — | 2,41 | 3,61 | 93,37 | 0,6 |
| | K × F . . . | — | — | — | — | — | 2,9 | 50,7 | 40,6 | 5,8 | — |
| | K × F . . . | — | — | — | — | 1,7 | 10,5 | 70,2 | 17,6 | — | — |
| | K × F . . . | — | — | — | — | 2 | 8 | 8 | 20 | 62 | — |
| Nach der 4. Häutung | F × K . . . | 2 | 10 | 18 | 32 | 20 | 16 | 2 | — | — | — |
| | F × K ¹⁾ . . . | — | — | 7,7 | 19,5 | 19 | 7,7 | 30,8 | 15,3 | — | — |
| | F × K . . . | — | — | 1,33 | 3,33 | 12 | 22,67 | 30 | 20,67 | 10 | — |
| | K × F . . . | — | — | — | — | — | 15,2 | 69,7 | 12,1 | 3 | — |
| | K × F . . . | — | — | — | — | 1,9 | 17,3 | 46,2 | 34,6 | — | — |
| | K × F . . . | — | — | — | 6,38 | 6,38 | 25,53 | 21,28 | 31,91 | 8,51 | — |
| Nach der 5. Häutung | F × K ¹⁾ . . . | 9,1 | 18,2 | 27,3 | 36,4 | — | 9 | — | — | — | — |
| | F × K ¹⁾ . . . | 7,7 | 7,7 | 7,7 | 76,9 | — | — | — | — | — | — |
| | F × K . . . | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | K × F . . . | — | — | — | 2 | 2 | 34 | 52 | 10 | — | — |
| | K × F . . . | 3,5 | — | — | 3,6 | 14,3 | 28,6 | 39,3 | 10,7 | — | — |
| | K × F . . . | — | — | — | — | 13,33 | 60 | 20 | 6,67 | — | — |

¹⁾ Infolge Krankheit nur noch kleine Zahlen.2. F₂ aus Fiume × Kumamoto und reziprok.

| Kombination | | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|--|--------------------------------------|-------|------|------|------|------|------|-------|-------|-------|------|
| Nach der 2. Häutung: | | | | | | | | | | | |
| F × K ² WA 33, 1916 (aus VA 31) | | — | 5,1 | 13,5 | — | — | — | 23,6 | 56,1 | 1,7 | — |
| F × K ² XB 43, 1917 (aus WB 32) | | 20,39 | 3,62 | 0,65 | 0,65 | — | — | 4,66 | 13,48 | 51,31 | 5,26 |
| K × F ² WA 34, 1916 (aus VA 32) | | 30,4 | 5,9 | — | 1 | 12,7 | 9,8 | 36,3 | 3,9 | — | — |
| K × F ² XB 39, 1917 (aus WB 21) | | 27,73 | — | — | — | — | — | 0,42 | 5,88 | 58,32 | 7,14 |
| K × F ² (F × K) WA 35, 1916 | | 8,2 | 6,1 | 16,3 | — | — | 14,2 | 16,4 | 38,8 | — | — |
| Nach der 3. Häutung: | F × K ² | 19,7 | — | 5,9 | — | 3,9 | — | 23,5 | 47 | — | — |
| | F × K ² | 14,09 | 6,53 | 3,78 | 1,37 | — | — | 2,41 | 12,03 | 50,17 | 9,28 |
| | K × F ² | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | K × F ² | 21,52 | 5,82 | — | — | — | — | 2,9 | 5,82 | 55,15 | 8,96 |
| | K × F ² (F × K)* | — | 8 | 16 | — | 4 | — | 24 | 48 | — | — |
| Nach der 4. Häutung | (F × K ² *) | 27,8 | | — | — | — | 5,6 | 27,8 | 38,8 | — | — |
| | F × K ² | 17,82 | 2,91 | 4 | 0,74 | 0,37 | 2,18 | 12,73 | 19,64 | 37,09 | 2,54 |
| | K × F ² | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | K × F ² | 28,64 | 0,49 | — | — | 1,45 | 2,43 | 6,79 | 22,81 | 36,89 | 0,49 |
| | K × F ² (F × K) | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |

hier etwas konstatieren, was wir schon bei einer früheren Kreuzung feststellten: Die reinen Dominanten sollten, wie dies auch die Statistik zeigt, den reinen Kumamotocharakter haben. Aber hier täuscht die Statistik, die nur den Thorakalfleck berücksichtigt. Tatsächlich sind als Ganzes betrachtet, also bei Mitberücksichtigung der Abdominalzeichnung die hellsten Tiere noch viel dunkler als reine Kumamototiere. Als Beleg diene die Textabb. 84, ein Photogramm der F_2 -Zucht $\times B$ 43 nach der 4. Häutung. Wir werden darauf bei den Rückkreuzungen zurückkommen.



Abb. 84.

2) Die Rückkreuzungen.

Die Resultate der Rückkreuzungen sind in der folgenden Tabelle (S. 196) niedergelegt.

Die Tabelle zeigt zunächst auf das deutlichste, daß die Rückkreuzungen vom Typus $Aa \times aa$ eine einfache Spaltung 1 : 1 ergeben: das gleiche demonstriert die Kurve 85. Die einzelnen Kombinationen sind ein wenig verschieden, ohne daß sich eine bestimmte Regel ablesen ließe. Bei den Kombinationen vom Typus $Aa \times AA$ finden wir ein beträchtliches Maß von Dominanz (Textabb. 86) und nur geringe Verschiebung der Heterozygotenkurve in den späteren Stadien. Hier treffen wir nun aber wieder auf die Tatsache, die nicht aus den Kurven sichtbar wird, daß bei den letzteren Kombinationen die Homozygoten

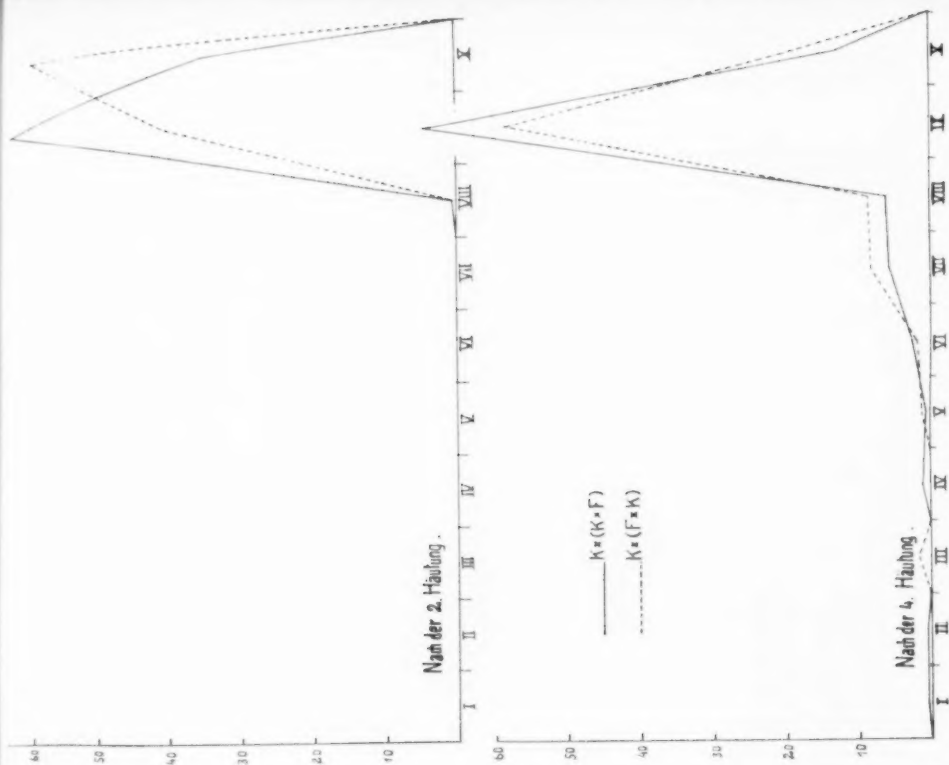


Abb. 84.

Abb. 85.

3. Rückkreuzungen der Rassen Fiume und Kumamoto.

| Kombination | | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|------------------------|-----------------------------------|-------|-------|------|------|------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Nach der 2. Häutung | $F \times F \times K$ XB 18, 1917 | 46,87 | 3,12 | — | — | — | — | 6,25 | 17,18 | 23,44 | 3,12 |
| | $K \times F \times F$ XB 29, 1917 | 49,52 | 0,63 | — | — | 4,75 | 11,11 | 21,90 | 10,79 | 1,27 | — |
| | $F \times K \times F$ XB 33, 1917 | 35,12 | 14,88 | 0,89 | 0,29 | — | 0,29 | 2,98 | 22,64 | 22,64 | 0,29 |
| | $K \times K \times F$ XB 25, 1917 | 0,55 | — | — | — | — | — | — | 0,55 | 63,93 | 34,97 |
| | $K \times F \times K$ XB 26, 1917 | — | — | — | — | — | — | — | — | 39,39 | 60,6 |
| | $F \times K \times K$ XB 17, 1917 | — | — | — | — | — | — | — | 0,75 | 75,94 | 23,31 |
| Nach der 3. Häutung | $F \times F \times K$ | 25,39 | 20,63 | 4,77 | — | — | 3,17 | 11,11 | 20,63 | 11,11 | 3,17 |
| | $K \times F \times F$ | 40,98 | 4,92 | 0,81 | — | 2,05 | 14,29 | 22,13 | 12,29 | 1,63 | — |
| | $F \times K \times F$ | 33,23 | 13,29 | 4,53 | — | — | 3,92 | 14,50 | 18,73 | 11,44 | 0,6 |
| | $K \times (K \times F)$ | 0,56 | — | — | — | — | — | 0,56 | 2,25 | 63,48 | 33,14 |
| | $K \times (F \times K)$ | — | — | — | — | — | — | — | 0,76 | 43,94 | 55,30 |
| | $F \times K \times K$ | — | — | — | — | — | — | — | 1,92 | 71,92 | 25,77 |
| Nach der 4. Häutung | $F \times (F \times K)$ | 36,06 | 6,55 | 8,19 | — | 8,2 | 13,11 | 13,11 | 11,48 | 3,28 | — |
| | $(K \times F) \times F$ | 46,26 | 1,87 | 0,92 | 0,47 | 4,2 | 9,8 | 19,62 | 16,32 | 0,47 | — |
| | $(F \times K) \times F$ | 42,62 | 6,73 | 2,56 | 3,84 | 5,76 | 16,98 | 12,18 | 7,37 | 1,92 | — |
| | $K \times (K \times F)$ | 0,62 | 0,62 | — | 1,24 | 0,62 | 2,52 | 5,66 | 6,29 | 69,81 | 12,64 |
| | $K \times (F \times K)$ | — | — | 1,61 | — | 1,61 | 2,41 | 8,06 | 8,87 | 58,88 | 18,55 |
| | $(F \times K) \times K$ | — | — | 0,53 | 1,07 | 1,07 | 1,07 | 4,81 | 11,76 | 68,98 | 11,23 |



Abb. 87.



Abb. 88.



Abb. 89.

richtigen Kumamotocharakter haben, was für F_2 nicht der Fall war. Zur Illustration (im Vergleich mit Textabb. 84) diene Textabb. 87 der Kreuzung $K \times (F \times K)$ nach der 4. Häutung. Man vergleiche diese ferner mit Textabb. 88 der Kombination $(F \times K) \times K$. Obwohl in beiden Fällen die Spaltung lautet $Aa : AA$, sind im ersteren Falle (mütterliche Linie K) die AA -Tiere viel heller als im letzteren (mütterliche Linie F). Die Spaltung vom Typ $Aa \times aa$ sei illustriert in Textabb. 89 der Kreuzung $(K \times F) \times F$.

B. Kreuzungen der Rassen Fiume und Gifu.

Die Rasse Gifu ist, wie Textabb. 34—46 zeigte, dadurch charakterisiert, daß die Räupchen zuerst sehr hell sind, daß aber später die Zeichnungselemente stark aufgelöst werden (»Verdunkelung«), so daß erwachsene Tiere in den dunkelsten Färbungsklassen stehen.

a) Die F_1 -Generation.

Es muß hier zunächst vorausgeschickt werden, daß alle Kreuzungen mit der Rasse Gifu eine sehr unangenehme Eigenschaft haben. Die



Abb. 90.

Auflösung der hellen Zeichnung neigt dazu, sehr unregelmäßig zu verlaufen, so daß die typischen Zeichnungselemente, auf denen die Klasseneinteilung basiert, oft nicht verwirklicht sind. Die Klassen III—VI, die hauptsächlich davon betroffen werden, müssen dann nach der ungefähren Größe der hellen Zeichnungselemente geschätzt werden, was natürlich einen sehr hohen persönlichen Fehler bedingt. Von der Kreuzung Fiume \times Gifu liegen keine guten Photographien vor, die dies illustrieren könnten. Dagegen besitzen wir eine solche von einer später nur in F_1 gezüchteten Kombination der Rasse Tessin mit zwei japanischen Rassen aus anderen Lokalitäten des Bezirkes Gifu, die als Gifu A und B bezeichnet sind. Zur Illustration des

Gesagten seien diese Bilder in Textabb. 90—104 reproduziert, und zwar 90—92 Tess \times Gif A, 93—96 Tess \times Gif B, 97—100 Gif \times Tess, 101—104 Gif B \times Tess.

In der folgenden Tabelle (S. 206) finden sich nun die F_1 -Ergebnisse.

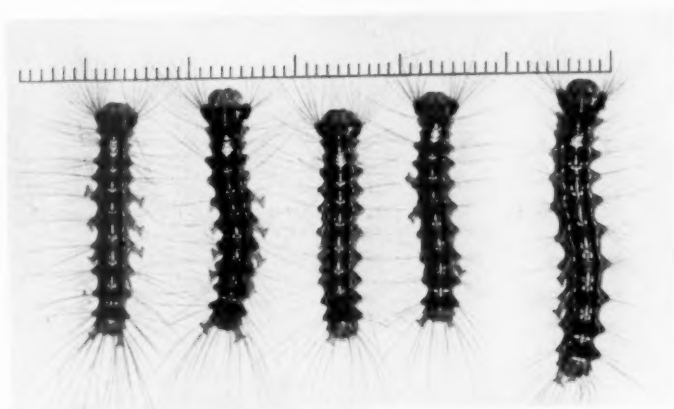


Abb. 91.

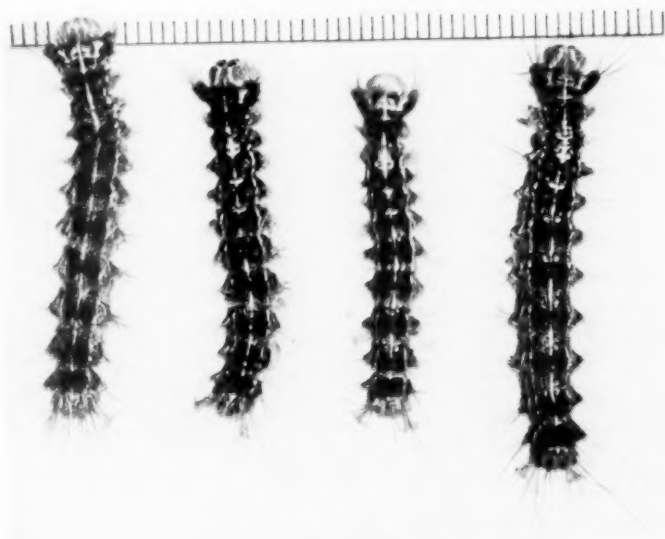


Abb. 92.

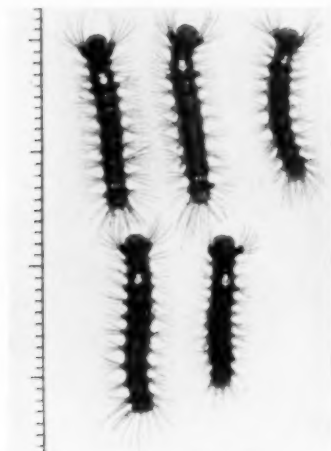


Abb. 93.

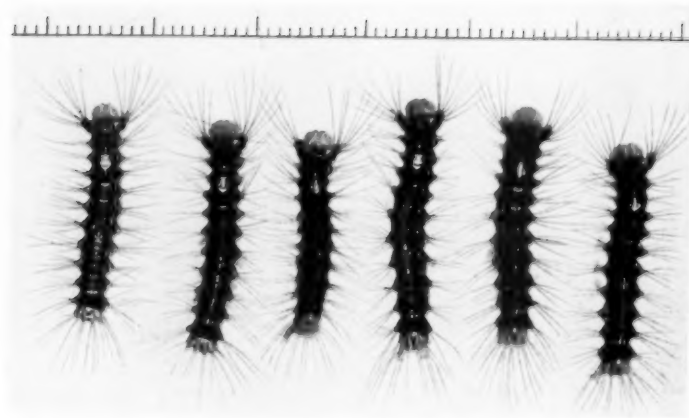


Abb. 94.

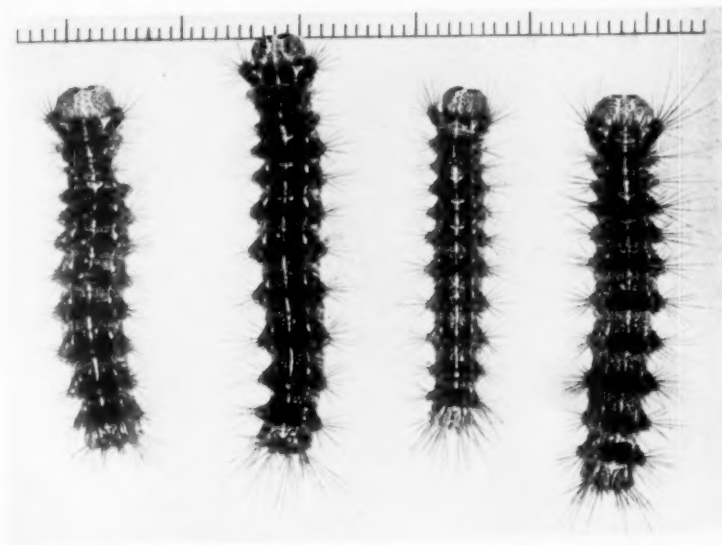


Abb. 95.

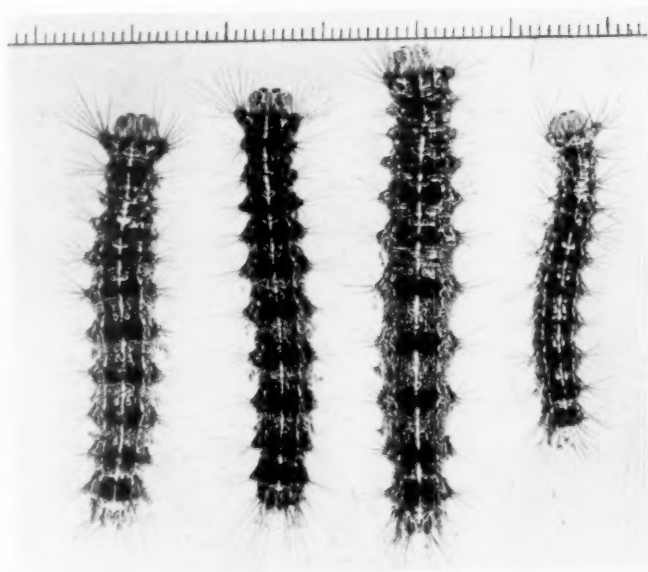


Abb. 96.

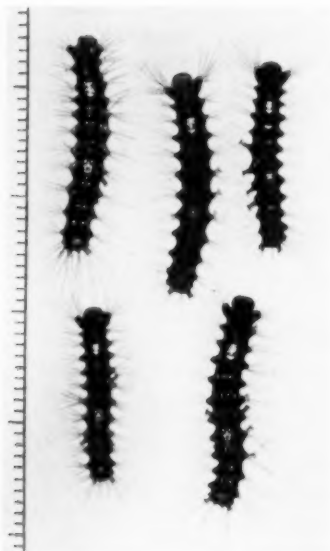


Abb. 97.

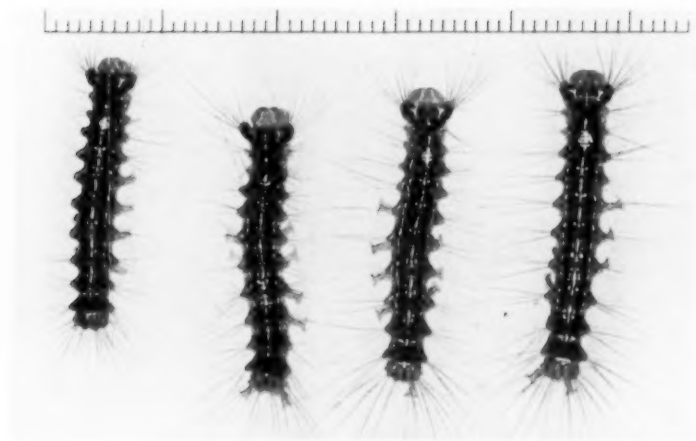


Abb. 98.

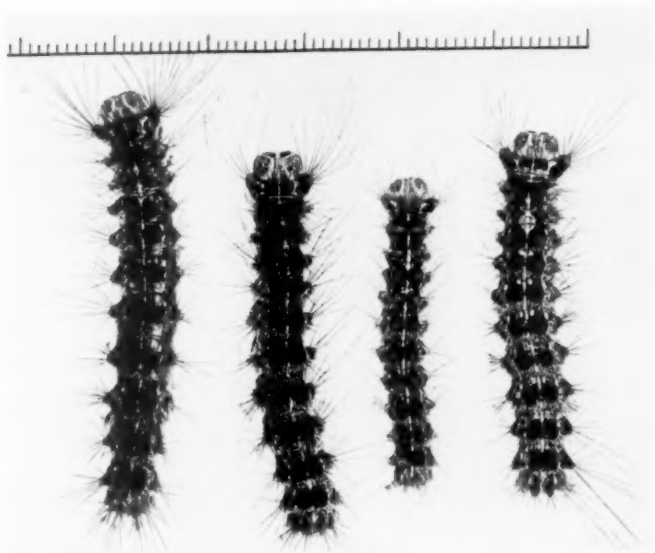


Abb. 99.

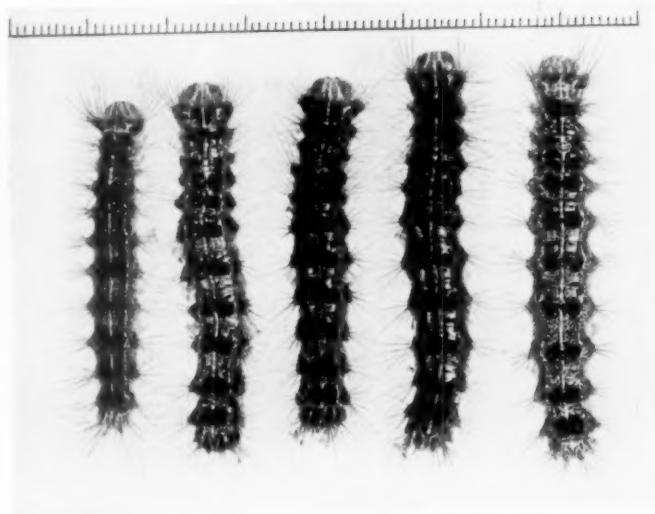


Abb. 100.

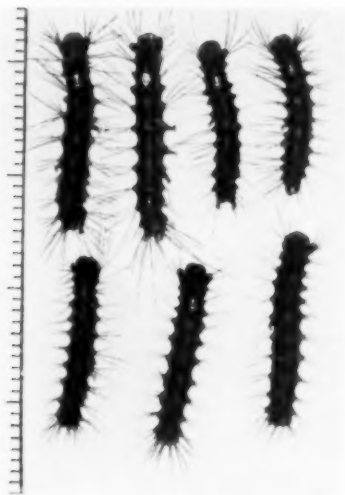


Abb. 101.

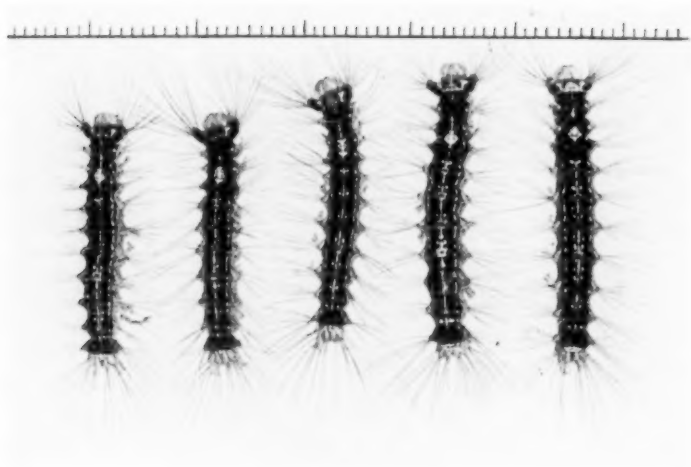


Abb. 102.



Abb. 103.

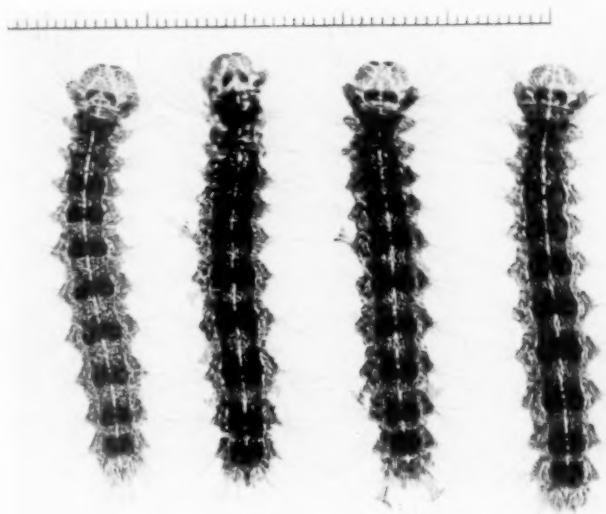


Abb. 104.

1. F_1 aus Fiume \times Gifu.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|------|-------|-------|-------|------|
| Nach der 2. Häutung | | | | | | | | | | |
| $F \times G$ VA 35, 1915 . . | — | — | 4,3 | 12 | 34,8 | 12 | 37,6 | 4,3 | — | — |
| $G \times F$ VA 36, 1915 . . | — | — | — | — | — | 29,7 | 64,4 | 11,9 | — | — |
| $G \times F$ WB 14, 1916 . . | — | — | — | — | 0,75 | 5,97 | 16,42 | 36,57 | 38,80 | 1,49 |
| Nach der 3. Häutung | | | | | | | | | | |
| $F \times G$. . | — | 4,6 | 17 | 31 | 17 | 4,5 | 25,1 | — | — | — |
| $G \times F$. . | — | — | — | — | 5,9 | 27,4 | 66,7 | — | — | — |
| $G \times F$. . | — | — | — | 4,92 | 17,42 | 65,1 | 16,4 | 13,11 | 3,28 | — |
| Nach der 4. Häutung | | | | | | | | | | |
| $F \times G$. . | 39,6 | 26 | 14,6 | 13,5 | 3,2 | 3,1 | — | — | — | — |
| $G \times F$. . | 2,5 | 2,4 | 12,2 | 63 | 2,5 | 10 | 7,4 | — | — | — |
| $G \times F$. . | 22,73 | 12,73 | 23,64 | 19,08 | 18,18 | 1,81 | 0,91 | 0,91 | — | — |

In Textabb. 105 sind die Kurven für die beiden ersten (vom gleichen Beobachter aufgenommenen) Zuchten wiedergegeben. Es fällt zunächst auf, daß die Kreuzung $F \times G$ eine zweigipflige Kurve zeigt, mit einem Kurvengipfel bei V und einem bei VII. Im Protokoll findet sich aber die Bemerkung, daß viele Individuen der Klasse V einem bestimmten Typ angehören, der in den Protokollen stets als »Schenkel« registriert ist, und die mit dem gleichen Recht auch in Klasse VI gestellt werden könnten, wodurch die Kurve einigipflig würde. Ich nehme daher an, daß die Zweigipfligkeit hier nur auf die Schwierigkeiten der Statistik zurückzuführen ist. Es zeigt sich dann wieder eine ausgesprochene Matriklinie in F_1 .

 β) Die F_2 -Generation.

Wegen der Intersexualität in F_1 der Kombination $F \times G$ kann wieder nur F_2 in der mütterlichen Linie Gifu erhalten werden. Die folgende Tabelle gibt die Resultate:

2. F_2 aus Gifu \times Fiume.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|--|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|
| Nach der 2. Häutung: | | | | | | | | | | |
| $(G \times F)^2$ WA 38, 1916 . . | 6 | — | 22,6 | — | 7,1 | — | 15,5 | 33,3 | 15,5 | — |
| $(G \times F)^2$ XB 41, 1917 . . | 21,21 | — | 0,61 | — | 0,61 | 2,42 | 12,12 | 16,36 | 45,45 | 1,21 |
| $(G \times F)(F \times G)$ WA 39, 1916 | 10,8 | 5,5 | 8,2 | — | 0,9 | 13,6 | 32,8 | 28,2 | — | — |
| Nach der 3. Häutung | | | | | | | | | | |
| $(G \times F)^2$. . | 23,5 | 3,9 | 2 | 2 | 9,8 | 35,3 | 23,5 | — | — | — |
| $G \times F$. . | 16,47 | 4,71 | 1,17 | 3,52 | 6,47 | 9,41 | 20,59 | 22,35 | 14,12 | 1,17 |
| $G \times F(F \times G)$ | 27 | — | 1,6 | 1,6 | 9,5 | 25,4 | 22,6 | 12,7 | — | — |
| Nach der 4. Häutung | | | | | | | | | | |
| $G \times F^2$. . | 30,5 | 10,9 | 15,2 | 13,1 | 6,4 | 13 | 10,9 | — | — | — |
| $G \times F^2$. . | 31,92 | 10,64 | 11,35 | 14,89 | 14,89 | 10,63 | 4,96 | 0,71 | — | — |
| $G \times F(F \times G)$ | 48,8 | 7 | 16,3 | 7 | 9,3 | 4,6 | 7 | — | — | — |

Wir sehen zunächst wieder — auch die Kurven Textabb. 105 zeigen es auf das schönste — eine reine Spaltung 3 : 1, wobei wieder auf das Gesagte in bezug auf die Registrierung der aa-Individuen in den Klassen I—III hingewiesen sei. Im einzelnen fällt auf, daß nach der 2. Häu-

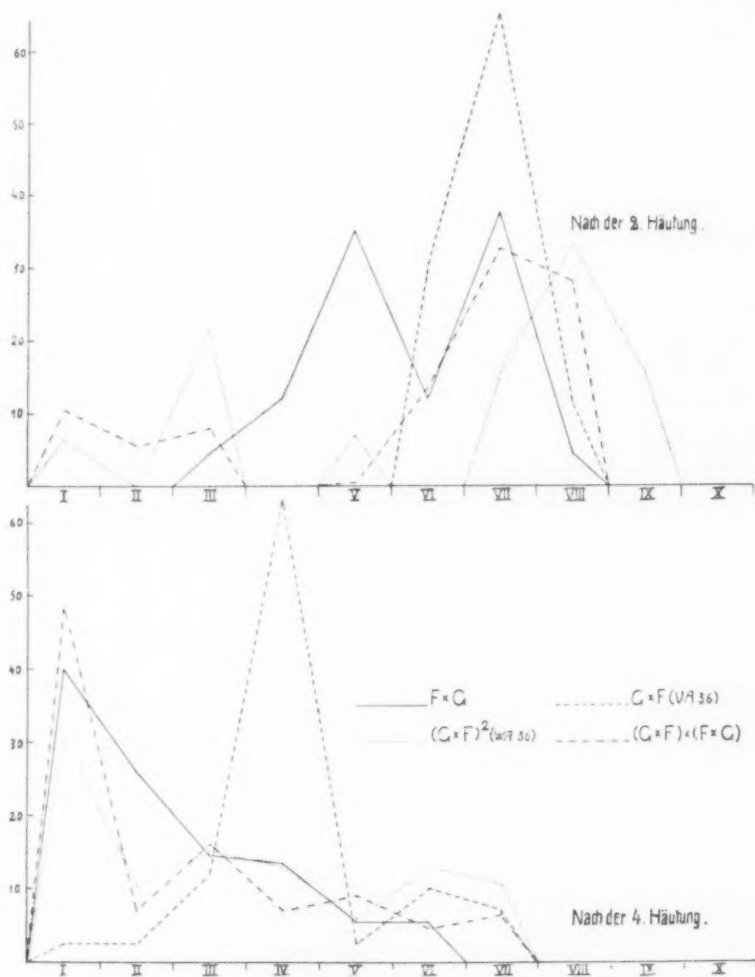


Abb. 105.

tung die Kurve für die Heterozygoten und Dominanten in der doppel-reziproken Kreuzung viel weiter nach links steht als in der einfachen F_2 . Auch nach der allgemeinen Verschiebung nach der dunkeln Seite, die nach der 4. Häutung eintritt, bleibt dies Verhältnis erhalten. Im

Protokoll ist für diese Kreuzung besonders vermerkt, daß die Plus-individuen nicht den reinen Gifutieren gleichen, sondern dunkler sind, eine uns nun schon bekannte Erscheinung.

2) Die Rückkreuzungen.

Die sechs möglichen Rückkreuzungen sind in der folgenden Tabelle (S. 209) verzeichnet und in Textabb. 106 in Kurvenform wiedergegeben.

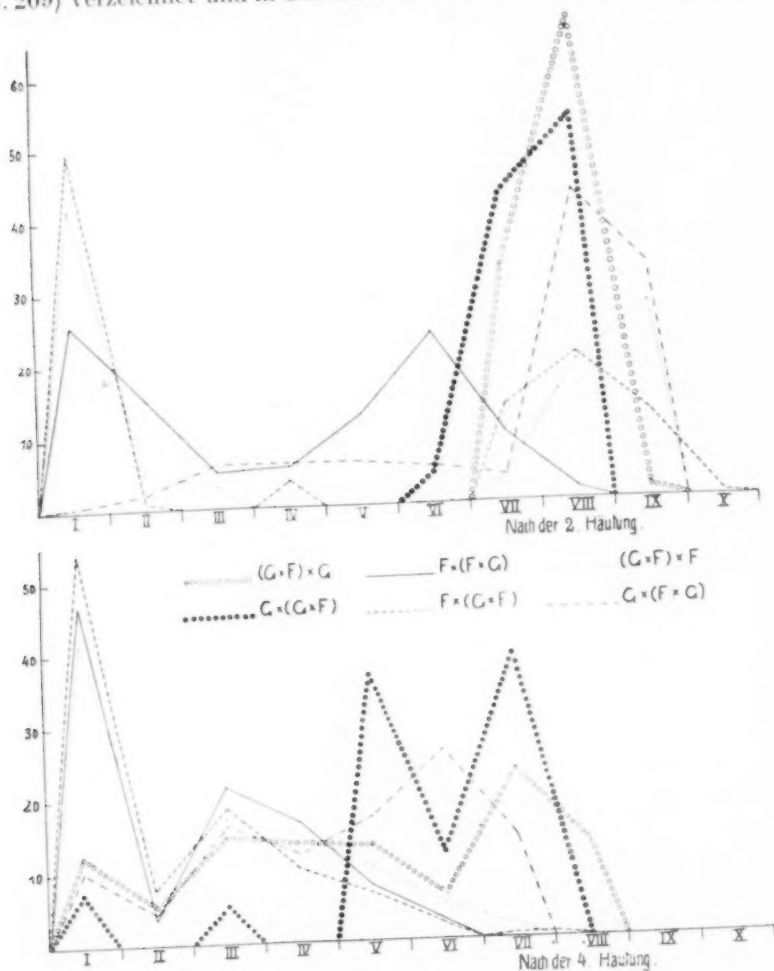


Abb. 106.

Zunächst sehen wir wieder ohne weiteres die erwartete Spaltung 1 : 1 bei den Kombinationen $Aa \times aa$ und das Erscheinen des mehr oder weniger dominanten Typus bei den Kombinationen $Aa \times AA$.

3. Rückkreuzungen Gifu und Fiume.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|-------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|
| Nach der 2. Häutung: | | | | | | | | | | |
| $F \times (F \times G)$ XB 23, 1917 | 25,73 | 16,19 | 5,14 | 5,80 | 12,49 | 23,53 | 9,55 | 1,47 | — | — |
| $F \times (G \times F)$ XB 16, 1917 | 49,35 | 1,31 | — | 3,49 | — | — | 13,1 | 20,09 | 12,22 | 0,44 |
| $G \times F \times F$ XB 32, 1917 | 42,23 | 4,97 | 3,10 | — | — | — | 3,72 | 19,25 | 26,70 | — |
| $G \times F \times G$ WA 72, 1916 | 0,7 | 2,2 | 6,5 | 6,5 | 6,6 | 5 | 2,9 | 42 | 32,6 | — |
| $G \times F \times G$ WA 71, 1916 | — | — | — | — | — | — | 32,4 | 66,5 | 1,2 | — |
| $G \times (G \times F)$ WA 70, 1916 | — | — | — | — | — | 4,3 | 42,6 | 53,1 | — | — |
| Nach der 3. Häutung | | | | | | | | | | |
| $F \times (F \times G)$ | 34,33 | 11,19 | 4,42 | 11,93 | 17,92 | 17,16 | 2,98 | — | — | — |
| $F \times (G \times F)$ | 34,98 | 8,52 | 7,61 | 0,44 | 3,12 | 13,03 | 17,04 | 12,55 | 2,24 | — |
| $(G \times F) \times F$ | 34,96 | 11,04 | 9,81 | 0,61 | 1,83 | 14,11 | 16,58 | 8,59 | 2,45 | — |
| Nach der 4. Häutung | | | | | | | | | | |
| $F \times (F \times G)$ | 46,82 | 3,96 | 22,22 | 16,67 | 7,93 | 2,39 | — | — | — | — |
| $F \times (G \times F)$ | 54,04 | 7,57 | 18,68 | 10,09 | 6,59 | 2,02 | — | 0,5 | 0,5 | — |
| $(G \times F) \times F$ | 41,58 | 10,11 | 16,96 | 14,6 | 10,11 | 4,49 | 2,24 | — | — | — |
| $G \times (F \times G)$ | 10,1 | 4 | 16,2 | 12 | 17,2 | 26,3 | 14,1 | — | — | — |
| $(G \times F) \times G$ | 12,2 | 4,9 | 14,6 | 13,8 | 13,8 | 6,1 | 23,2 | 13,4 | — | — |
| $G \times (G \times F)$ | 7,3 | — | 4,9 | — | 36,6 | 12,2 | 39 | — | — | — |

Nach der 4. Häutung findet dann die bekannte stärkere Verschiebung der Heterozygoten und geringere der reinen Dominanten nach der dunklen Seite der Kurve statt. Sehr große Verschiedenheit innerhalb der drei Glieder jeder Rückkreuzungsgruppe sind nicht zu bemerken. Immerhin fällt auf, daß die Heterozygoten Aa in der Kombination $F \times (F \times G)$ am dunkelsten sind. Aus dem Protokoll geht hervor, was die Statistik nicht zeigt, daß die der reinen Rasse Gifu ähnlichsten Individuen sich in der Kombination $G \times (G \times F)$ finden.

c) Dritte Serie.

In dieser Serie sollen Kreuzungen besprochen werden, die mit Rassen ausgeführt sind, bei denen die Möglichkeit vorliegt, daß der eine Partner heterozygot ist. Solche Kreuzungen erlauben wohl kaum eine derartige Analyse, wie wir sie bisher ausführten, sie sind aber in anderer Hinsicht interessant.

A. Kreuzungen der Rassen Schneidemühl und Kumamoto.

Wir haben oben die als Schneidemühl bezeichnete Rasse analysiert und gezeigt, daß sie einen Mischcharakter hatte: es war in ihr der gewöhnliche rezessive Charakter aa vorhanden und solche Individuen finden sich in Färbungsklassen I. Ferner war ein dominanter Faktor A_s vorhanden; heterozygote Individuen fanden sich in Klasse V oder richtiger Va (s. o.) nach der 2. Häutung, wurden aber beim weiteren Wachstum schnell dunkel (s. die Kurve Textabb. 130) A_s und a waren ein gewöhnlich mendelndes Merkmalspaar. Bei Kreuzungen mit nicht

selektierten Individuen dieser Rasse konnten also sowohl $A_s A_s$ wie $A_s a$ - und aa -Individuen zur Befruchtung kommen. Die folgenden Tabellen geben nun zunächst das F_1 -Resultat, und zwar die erste Tabelle in der üblichen Klasseneinteilung, die zweite unter Benutzung der alten Einteilung in sieben Klassen:

1. F_1 Schneidemühl \times Kumamoto.

| Kombination | | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|-------------|-----------------------------|-----|-----|------|------|------|------|------|------|----|---|
| 2. Häutung | 1. $S \times K$ VA 11, 1915 | — | — | — | — | 45,8 | 20,9 | 31,9 | 1,4 | — | — |
| | 2. $S \times K$ VA 17, 1915 | — | — | — | — | 17,9 | 29,6 | 39,9 | 13,2 | — | — |
| | 3. $K \times S$ VA 12, 1915 | — | — | — | 6,7 | 27,7 | 30,3 | 35,3 | — | — | — |
| | 4. $K \times S$ VA 18, 1915 | — | — | — | 9,2 | 33,3 | 14,4 | 42,2 | 0,9 | — | — |
| 3. Häutung | $S \times K$ | — | — | — | — | 41,1 | 19 | 39,9 | — | — | — |
| | $S \times K$ | — | — | 1 | 1 | 27,3 | 31,3 | 39,4 | — | — | — |
| | $K \times S$ | — | 0,7 | 2,7 | 16,9 | 31,2 | 11 | 35,7 | 1,8 | — | — |
| | $K \times S$ | — | — | — | 12,9 | 37,6 | 16,2 | 26,9 | 6,4 | — | — |
| 4. Häutung | $S \times K$ | — | 2,6 | 3,9 | 36,8 | 43,4 | 5,3 | 9 | — | — | — |
| | $S \times K$ | 8,5 | 17 | 23,4 | 24,5 | 11,7 | 10,7 | 4,2 | — | — | — |
| | $K \times S$ | 6,5 | 6,5 | 11,7 | 28,6 | 18,2 | 10,4 | 16,9 | 1,2 | — | — |
| | $K \times S$ | 3,7 | 2,8 | 9,2 | 17,5 | 24,8 | 21 | 21 | — | — | — |

2. F_1 Schneidemühl \times Kumamoto.

| Kombination | | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|-------------|--------------------------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 2. Häutung | $S \times K$ VB 30, 1915 | — | — | — | 0,79 | 15,75 | 62,99 | 20,47 |
| | $S \times K$ VB 32, 1915 | — | — | 2,11 | 6,32 | 35,78 | 38,42 | 17,89 |
| | $K \times S$ VB 31, 1915 | — | — | 0,74 | 5,18 | 40 | 33,33 | 20,74 |
| | $K \times S$ VB 33, 1915 | — | — | 1,05 | 11,23 | 59,65 | 26,32 | 1,75 |
| 3. Häutung | $S \times K$ | — | — | 1,84 | 1,67 | 27,5 | 62,5 | 7,5 |
| | $S \times K$ | — | — | 1,11 | 6,11 | 31,11 | 38,33 | 23,33 |
| | $K \times S$ | — | — | 0,77 | 6,15 | 35,38 | 34,62 | 23,08 |
| | $K \times S$ | — | 2,17 | 5,41 | 17,33 | 62,09 | 12,64 | 0,36 |
| 4. Häutung | $S \times K$ | — | — | 1,32 | 6,58 | 36,84 | 53,95 | 1,32 |
| | $S \times K$ | 1,19 | 4,19 | 8,98 | 17,2 | 38,1 | 25,6 | 4,76 |
| | $K \times S$ | 2 | 8 | 14 | 40 | 18 | 16 | 2 |
| | $K \times S$ | 6,09 | 16,24 | 45,18 | 28,43 | 4,06 | — | — |

Wir können auf eine genauere Betrachtung der zweiten Tabelle verzichten, da von jenen Zuchten keine weiteren Generationen gezogen wurden, ohne die die Analyse nicht möglich ist. In der ersten Tabelle sehen wir nun, daß zwei der Kombinationen nach der zweiten Häutung eine deutlich zweigipflige Kurve zeigen, die beiden andern zwar eine eingipflige, die aber nicht über den Verdacht verborgener Zweigipfligkeit erhaben ist (s. Textabb. 107). Nach der 4. Häutung aber ver-

wischt sich dieser Zustand und fällt nur noch die große Variationsbreite und die große Flachheit der Kurven auf.

Es seien nun zunächst einmal die Möglichkeiten für F_1 und F_2 abgeleitet. Die Kumamotorasse vererbt stets AA. Schneidemühlindividuen können aa, $A_s a$, $A_s A_s$ sein. Wir können vorausschicken, daß die Serie A, A_s , a sich als multiple Allelomorphen erwiesen haben, so

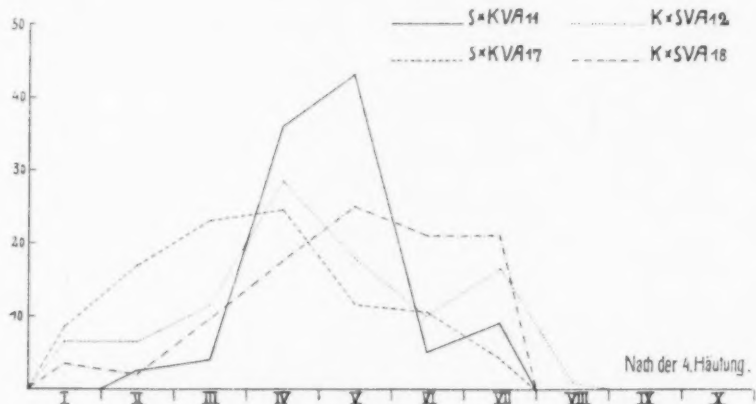
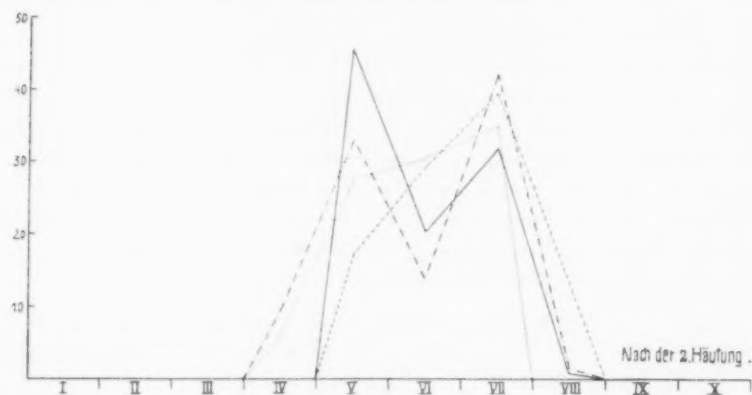


Abb. 107.

daß immer nur in allen Kombinationen ein einfach mendelndes Verhalten in Betracht kommt. F_1 kann also sein:

1. $AA \times aa = Aa$.
2. $AA \times A_s A_s = AA_s$.
3. $AA \times A_s a = \frac{1}{2} AA_s \frac{1}{2} Aa$.

Nach den bisherigen Erfahrungen ist zu erwarten, daß die Heterozygoten der hellen Form nahestehen und daher wird die Reihenfolge

von hell nach dunkel sein AA , AA_s , A_sA_s , Aa , A_sa , aa . Aus diesen F_1 -Zuchten können die folgenden Kombinationen in F_2 hervorgehen:

a) Inzucht von F_1 :

Nr. 1. $Aa \times Aa = AA : 2 Aa : aa$,

Nr. 2. $AA_s \times AA_s = AA : 2 AA_s : A_sA_s$,

Nr. 3. $AA_s \times Aa = AA : Aa : AA_s : A_sa$.

b) Kreuzung verschiedener F_1 :

1.—3. Die gleichen wie unter a.

Nr. 1 ist die gewöhnliche Spaltung mit $1/4$ Individuen in Klasse I, Nr. 2 enthielte nur helle Tiere mit Kurvengipfeln in den Klassen V—VIII, Nr. 3 enthielte $3/4$ helle und mittlere und $1/4$ dunkle über die dunkelsten Klassen verteilt (nicht in Klasse I). Schließlich müßte aus einer F_1 -Zucht vom zweiten Typus $AA \times A_sa = 1/2 AA_s : 1/2 Aa$ bei Plusselektion in F_2 der Typus 2 auftreten, bei Minusselektion der Typus 1. Die folgende Tabelle gibt nun die F_2 -Resultate ohne Selektion:

3. F_2 Schneidemühl \times Kumamoto.

| Kombination | | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|---------------------|---|------|-----|------|------|------|------|------|------|----|---|
| Nach der 2. Häutung | 1. $(S \times K)^2$ WA 12, 1916 aus VA 11 | 22,2 | 0,8 | 0,8 | 4,6 | 31,2 | 22,1 | 16,6 | 1,7 | — | — |
| | 2. $(K \times S)^2$ WA 21, 1916 aus VA 18 | 30 | — | 6 | 10 | 40 | 2 | 4 | 8 | — | — |
| | 3. $(S \times K) (K \times S)$ WA 22, 1916 aus VA 17 \times 18 | 17,2 | 9,5 | 6 | 3 | 19,1 | 10,1 | 29,1 | 6 | — | — |
| | 4. $(S \times K) (K \times S)$ WA 14, 1916 aus VA 11 \times 12 | 31,5 | — | 3 | 14 | 42,5 | 4,5 | 3 | 1,5 | — | — |
| | 5. $(K \times S) (S \times K)$ WA 15, 1916 aus VA 12 \times 11 | 20,8 | 4,8 | — | — | 13,9 | 19,1 | 30,2 | 11,2 | — | — |
| | 6. $(K \times S) (S \times K)$ WA 23, 1916 aus VA 18 \times 17 | 8,6 | 6,2 | 2,5 | 2,5 | 27,2 | 12,3 | 17,3 | 23,4 | — | — |
| Nach der 3. Häutung | $(S \times K)^2$ | 27,3 | — | 1,6 | 4,5 | 34,7 | 12,1 | 16,7 | 1,7 | — | — |
| | $(K \times S)^2$ | 26,8 | — | 7,3 | 22 | 26,8 | 7,4 | 7,3 | 2,4 | — | — |
| | $(S \times K) (K \times S)$ | 33,4 | 3 | 1 | 10,1 | 7,1 | 29,3 | 11,1 | 5 | — | — |
| | $(S \times K) (K \times S)$ | 34,5 | 3,6 | 7,2 | 13,1 | 32,1 | 5,9 | 3,6 | — | — | — |
| | $(K \times S) (S \times K)$ | 27,1 | — | — | 3,9 | 7,9 | 51,6 | 3,9 | 7,9 | — | — |
| | $(K \times S) (S \times K)$ | 18,7 | — | 2,7 | 5,3 | 26,6 | 25,3 | 5,4 | 16 | — | — |
| Nach der 4. Häutung | $(S \times K)^2$ | 41,1 | 2,5 | 5,2 | 2,5 | 18 | 10,2 | 18 | 2,5 | — | — |
| | $(K \times S)^2$ | 33,3 | — | — | 8,3 | 37,5 | 12,5 | 4,2 | 4,2 | — | — |
| | $(S \times K) (K \times S)$ | 18,9 | 4,1 | 4 | 4,1 | 9,5 | 39,2 | 16,2 | 4 | — | — |
| | $(S \times K) (K \times S)$ | 34 | — | 7,2 | 17,9 | 26,8 | 10,6 | 3,5 | — | — | — |
| | $(K \times S) (S \times K)^1$ | 20 | — | 6,6 | 20 | 20 | 33,3 | — | — | — | — |
| | $(K \times S) (S \times K)$ | 12,7 | 7,3 | 14,6 | 14,6 | 19,9 | 12,7 | 3,6 | 14,6 | — | — |

¹⁾ Nur 15 Individuen übrig.

Wir sehen sogleich an den Zahlen der 2. Häutung, daß in Nr. 1, 2, 4, 5 die gewöhnliche Spaltung $AA : 2 Aa : aa$ stattgefunden hat.

Nr. 3 ist unsicher, während Nr. 6 sicher ein anderes Verhalten zeigt. Die das einfachere Verhalten zeigende F_2 stammen aus den F_1 -Zuchten 1, 3, 4; 1 und 4 haben eine zweigipflige Kurve, 3 nicht. Die beiden nicht in der einfachen Weise spaltenden F_2 aber entstammen der F_1 Nr. 2 bzw. Kreuzung von 2 und 4. Um die Zusammensetzung der F_1 erschließen zu können, müssen wir nun zuerst die Selektionszuchten betrachten, die in der folgenden Tabelle verzeichnet sind:

4. F_2 (und F_3) Schneidemühl \times Kumamoto mit Selektion in F_1 .

| Kombination | | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|---------------------|---|------|------|------|------|------|------|------|------|-----|---|
| Nach der 2. Häutung | 1. $(K \times S)^2$ WA 13 a 1916 ¹⁾ aus VA 12 Minussel. . . | 25 | 5,7 | 26,9 | 15,5 | 17,2 | 3,2 | 6,5 | — | — | — |
| | 2. $(K \times S)^2$ WA 21 a 1916 ¹⁾ aus VA 18 Minussel. . . | 10 | 10 | 10 | 20 | 25 | 10 | 10 | 5 | — | — |
| | 3. $(S \times K)^2$ WA 20, 1916 ²⁾ aus VA 17 Minussel. . . | 8 | 5,3 | 3,6 | 15,2 | 42,9 | 16 | 9 | — | — | — |
| | 4. $(S \times K)^2$ WA 20 a 1916 ³⁾ aus VA 17 Plusel. . . | 8,3 | 4,2 | 12,7 | 2,8 | 1,7 | 13,1 | 40 | 16,6 | 0,6 | — |
| | 5. $(S \times K)^2$ WA 20 b 1916 ⁴⁾ aus VA 17 Plusel. . . | 1,5 | 2,9 | 13,2 | 8,8 | 11,7 | 4,4 | 17,7 | 32,3 | 7,5 | — |
| | 6. $(S \times K)^3$ XA 27, 1917 Minussel. aus WA 20 b . | — | 33 | 63 | 6 | — | — | — | — | — | — |
| | 7. $(K \times S)^2$ WA 13, 1916 aus VA 12 Plusel. . . | 25 | — | — | 7,1 | 14,3 | 8,9 | 29,5 | 15,2 | — | — |
| Nach der 3. Häutung | 1. $(K \times S)^2$ | 29,3 | 9,3 | 18,7 | 10,7 | 16 | 8 | 8 | — | — | — |
| | 2. $(K \times S)^2$ | 23,6 | 5,9 | 5,9 | 11,7 | 17,6 | 17,6 | 5,9 | — | — | — |
| | 3. $(S \times K)^2$ | 13,8 | 3,4 | 1,7 | 20,7 | 34,5 | 15,5 | 8,7 | 1,7 | — | — |
| | 4. $(S \times K)^2$ | 27,4 | — | 9,8 | — | — | 27,4 | 23,6 | 9,8 | 2 | — |
| | 5. $(S \times K)^2$ | 3,5 | 3,5 | 14,2 | 5,4 | 10,8 | 8,9 | 14,2 | 39,5 | — | — |
| Nach der 4. Häutung | 1. $(K \times S)^2$ | 55,6 | 14,8 | 3,7 | 3,7 | 3,7 | 11,1 | 7,4 | — | — | — |
| | 2. $(K \times S)^2$ *) | 9,1 | 18,2 | — | 9,1 | 18,2 | 18,2 | 18,2 | 9,1 | — | — |
| | 3. $(S \times K)^2$ | 9,1 | 6,1 | 9,1 | 33,3 | 21,2 | 18,2 | 3 | — | — | — |
| | 4. $(S \times K)^2$ *) | 10 | 10 | 10 | 10 | 5 | 20 | 10 | 25 | — | — |
| | 5. $(S \times K)^2$ | 6,8 | 2,3 | 11,3 | 6,8 | 13,7 | 6,8 | 2,3 | 50 | — | — |

1) Minusselektion in F_1 nach der 2. Häutung.

2) Minusselektion nach der 3. Häutung.

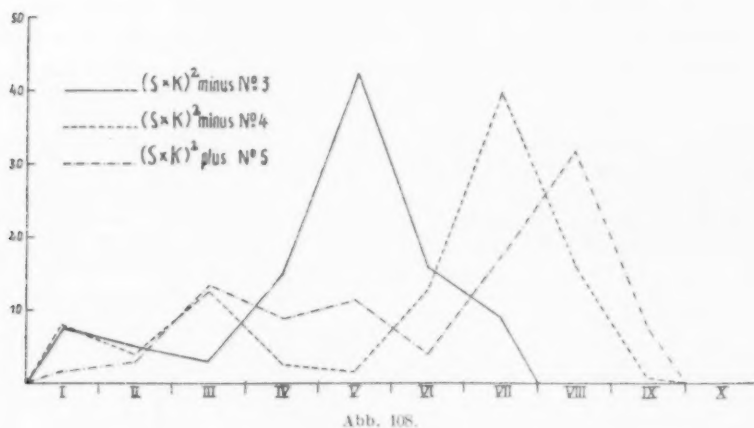
3) Plusselektion nach der 3. Häutung.

4) Plusselektion nach der 4. Häutung.

*) Nur noch wenige Individuen.

Als Nr. 1 ist da eine F_2 verzeichnet, die aus Minusselektion in F_1 Nr. 3 gezogen ist. Das Resultat ist eine gewöhnliche Mendelspaltung 3 : 1. Aus der gleichen F_1 -Zucht wurde aber auch eine Plusselektion gezogen, Nr. 7; auch sie zeigt eine einfache Mendelspaltung, so daß wir schließen können, daß die eingipflige F_1 -Zucht Nr. 3 (VA 12) tatsächlich die Kreuzung $AA \times aa$ darstellt.

Sodann haben wir als Nr. 3—5 eine Minusselektion und zwei Plusselektionen der F_1 -Zucht Nr. 2 (VA 17), die auch eine eingipflige Kurve zeigte. Weder die Minusselektion noch die Plusselektion zeigen ein Herausspalten von $\frac{1}{4} aa$; die F_1 mußte also $AA \times A_s A_s = AA_s$ gewesen sein. Die Lage der F_1 -Kurve stimmt in der Tat damit überein. Die F_2 -Spaltung mußte also verlaufen nach dem Schema $A_s A \times A_s A = AA + 2 AA_s + A_s A_s$. Auf Grund von F_1 mußten also 75% der Individuen bis Klasse V reichen und 25% die ersten vier Klassen einnehmen, wobei angenommen ist, daß eventuelle Plusindividuen von $A_s A_s$ und Minusindividuen von $A_s A$ sich ausgleichen. Tatsächlich trifft dies sehr gut für die Plusselektionen, einigermaßen für die Minus-



selektionen zu, wie die Kurve Textabb. 108 zeigt. Der sichere Beweis für die Richtigkeit der Analyse ist aber dadurch erbracht, daß aus der Plusselektion Nr. 5 wieder Minustiere extrahiert wurden, die nach Erwartung sich als $A_s A_s$ erwiesen und in F_3 das als Nr. 6 aufgeführte Resultat ergaben¹⁾.

Wir haben nun noch die Minusselektion Nr. 2 aus F_1 Nr. 4 (VA 18). Entsprechend der zweigipfligen Kurve sollte die Minusselektion (wie auch die nicht selektierte F_2) Nr. 2 eine einfache Spaltung $AA : 2 Aa : aa$ ergeben. Die Prozentzahlen scheinen dagegen zu sprechen, aber tatsächlich enthielt diese Zucht so geringe Zahlen, daß sie nicht beweiskräftig ist.

¹⁾ Wir erinnern daran, daß das Mittel für $A_s A_s$ in Klasse Va lag; in den Bastardzuchten war es nicht möglich, diese Klassen gesondert zu registrieren und so erscheinen die $A_s A_s$ -Tiere meist als Klasse III—IV.

Nun liegen in den Nichtselektions- F_2 noch die beiden doppelreziproken F_2 Nr. 3 und 6 vor, beide aus der Kreuzung von F_1 Nr. 2 und 4 erhalten. Wir wissen nun von Nr. 2, daß sie eine Zucht $AA \times A_s A_s = AA_s$ war; von F_1 Nr. 4 ist es wahrscheinlich, daß sie $AA \times A_s a = AA_s + Aa$ war. Die beiden F_2 aus diesen beiden F_1 können also sein entweder $AA_s \times AA_s = AA + 2 AA_s + A_s A_s$ oder $AA_s \times Aa = AA + A_s A + Aa + A_s a$. Die erstere Spaltung ist uns bereits von den selektierten F_2 Nr. 3—5 bekannt. Die zweite Spaltung ließe uns eine Kurve erwarten mit vier Gipfeln in Klasse VIII, VII, V und etwa II. Tatsächlich kommen die Kurven dieser beiden doppelreziproken F_2 der letzteren Erwartung recht nahe, wie Textabb. 109 zeigt.

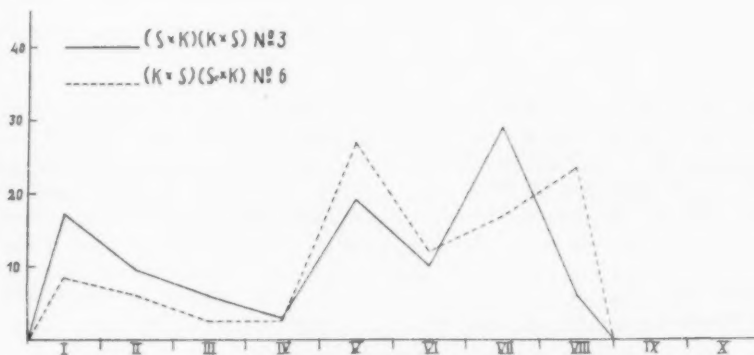


Abb. 109.

Diese Kreuzungen der Schneidemühlrasse erweisen sich also als den Erwartungen entsprechend verlaufend. Sie zeigen, daß sowohl A_s wie a der Rasse Schneidemühl Allelomorphe von A der Rasse Kumamoto sind.

B. Kreuzungen der Rassen Schneidemühl und Kyoto.

Wir können uns hier kurz fassen. Die folgenden Tabellen geben die Resultate in F_1 und F_2 wieder. Von den F_2 -Zuchten zeigen die erste, zweite und letzte eine gewöhnliche deutliche 3 : 1-Spaltung, die nicht weiter erörtert zu werden braucht. Dagegen fehlt die Spaltung völlig in der dritten und vierten Zucht. Eine Erklärung dafür vermag ich nicht zu geben. Da es sich um etwa 100 Tiere handelte, können die Rezessiven nicht zufällig fehlen. Da die Zuchten nicht weitergeführt wurden, hat es keinen Zweck irgendeine Hypothese aufzustellen.

1. F_1 Schneidemühl \times Kyoto.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|---|------|------|------|------|------|------|------|------|-----|---|
| Nach der 2. Häutung | | | | | | | | | | |
| $S \times K$ VA 19, 1915. . . | — | — | — | — | 4,9 | 26,8 | 65,9 | 2,4 | — | — |
| $K \times S$ VA 20, 1915. . . | — | — | — | — | — | 8,1 | 42,5 | 43,5 | 4,9 | — |
| Nach der 3. Häutung $\left\{ \begin{array}{l} S \times K \\ K \times S \end{array} \right.$. . | — | — | — | 1,3 | 41,2 | 40 | 17,5 | — | — | — |
| $\left\{ \begin{array}{l} S \times K \\ K \times S \end{array} \right.$. . | — | — | — | — | — | 32,2 | 54,2 | 13,6 | — | — |
| Nach der 4. Häutung $\left\{ \begin{array}{l} S \times K \\ K \times S \end{array} \right.$. . | 18,3 | 18,3 | 39,4 | 14,1 | 4,2 | 5,7 | — | — | — | — |
| $\left\{ \begin{array}{l} S \times K \\ K \times S \end{array} \right.$. . | — | — | — | 12,5 | 23,2 | 33,9 | 30,4 | — | — | — |

2. F_2 Schneidemühl \times Kyoto.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|---|------|------|------|------|------|------|------|------|----|---|
| Nach der 2. Häutung | | | | | | | | | | |
| $(S \times K)^{2 \ 1)}$ WA 24a, 1916 Plusselektion. . . | 18,3 | 2,4 | 1,2 | 1,2 | 14,7 | 25,6 | 35,4 | 1,2 | — | — |
| $(S \times K)^{2 \ 2)}$ WA 24b, 1916 Minusselektion. . . | 11,2 | 12,1 | 2,6 | — | 0,8 | 25,1 | 33,5 | 14,7 | — | — |
| $(K \times S)^{2 \ 3)}$ WA 25a, 1916 Plusselektion. . . | — | — | — | — | — | 17,2 | 44,1 | 38,7 | — | — |
| $(S \times K) (K \times S)$ WA 26, 1916 . . . | — | — | — | — | 11,3 | 23,9 | 45,1 | 19,7 | — | — |
| $(K \times S) (S \times K)$ WA 27, 1916 . . . | 15,1 | 9,4 | 1,9 | 1,9 | 24,5 | 26,4 | 18,9 | 1,9 | — | — |
| Nach der 3. Häutung $\left\{ \begin{array}{l} (S \times K)^{2 \ 2} \\ (S \times K)^{2 \ 2} \\ (K \times S)^{2 \ 2} \\ (S \times K) (K \times S) \\ (K \times S) (S \times K) \end{array} \right.$. . . | 32,7 | 1,8 | — | 1,8 | 18,2 | 40,1 | 3,6 | 1,8 | — | — |
| $\left\{ \begin{array}{l} (S \times K)^{2 \ 2} \\ (S \times K)^{2 \ 2} \\ (K \times S)^{2 \ 2} \\ (S \times K) (K \times S) \\ (K \times S) (S \times K) \end{array} \right.$. . . | 27,3 | — | 3 | 6,1 | 13,6 | 37,9 | 9,1 | 3 | — | — |
| $\left\{ \begin{array}{l} (S \times K)^{2 \ 2} \\ (S \times K)^{2 \ 2} \\ (K \times S)^{2 \ 2} \\ (S \times K) (K \times S) \\ (K \times S) (S \times K) \end{array} \right.$. . . | — | — | — | — | 10,4 | 44,8 | 29,9 | 14,9 | — | — |
| $\left\{ \begin{array}{l} (S \times K)^{2 \ 2} \\ (S \times K)^{2 \ 2} \\ (K \times S)^{2 \ 2} \\ (S \times K) (K \times S) \\ (K \times S) (S \times K) \end{array} \right.$. . . | — | — | 2,2 | 2,3 | 27,3 | 38,6 | 25,1 | 4,5 | — | — |
| $\left\{ \begin{array}{l} (S \times K)^{2 \ 2} \\ (S \times K)^{2 \ 2} \\ (K \times S)^{2 \ 2} \\ (S \times K) (K \times S) \\ (K \times S) (S \times K) \end{array} \right.$. . . | 26,5 | — | 5,9 | 5,9 | 17,6 | 38,2 | 5,9 | — | — | — |
| Nach der 4. Häutung $\left\{ \begin{array}{l} (S \times K)^{2 \ 2 *} \\ (S \times K)^{2 \ 2} \\ (K \times S)^{2 \ 2 *} \\ (S \times K) (K \times S) \\ (K \times S) (S \times K) \end{array} \right.$. . . | 16,7 | — | — | 16,7 | 33,3 | 16,7 | 8,3 | 8,3 | — | — |
| $\left\{ \begin{array}{l} (S \times K)^{2 \ 2} \\ (S \times K)^{2 \ 2} \\ (K \times S)^{2 \ 2 *} \\ (S \times K) (K \times S) \\ (K \times S) (S \times K) \end{array} \right.$. . . | 44,2 | 2,3 | 16,3 | 13,9 | 11,6 | 11,7 | — | — | — | — |
| $\left\{ \begin{array}{l} (S \times K)^{2 \ 2} \\ (S \times K)^{2 \ 2} \\ (K \times S)^{2 \ 2 *} \\ (S \times K) (K \times S) \\ (K \times S) (S \times K) \end{array} \right.$. . . | 6,2 | — | 12,5 | 6,2 | 25 | 31,3 | 18,8 | — | — | — |
| $\left\{ \begin{array}{l} (S \times K)^{2 \ 2} \\ (S \times K)^{2 \ 2} \\ (K \times S)^{2 \ 2 *} \\ (S \times K) (K \times S) \\ (K \times S) (S \times K) \end{array} \right.$. . . | — | 3 | 18,2 | — | 33,3 | 39,4 | 3,1 | 3 | — | — |
| $\left\{ \begin{array}{l} (S \times K)^{2 \ 2} \\ (S \times K)^{2 \ 2} \\ (K \times S)^{2 \ 2 *} \\ (S \times K) (K \times S) \\ (K \times S) (S \times K) \end{array} \right.$. . . | 32,1 | — | 10,7 | 10,7 | 14,3 | 25,1 | 7,1 | — | — | — |

¹⁾ Plusselektion nach der 4. Häutung aus VA 19.

²⁾ Minusselektion nach der 4. Häutung aus VA 19.

³⁾ Plusselektion nach der 4. Häutung aus VA 20.

^{*}) Nur wenige Individuen.

C. Kreuzungen der Rassen Schneidemühl und Fukuoka.

Auch hier können wir uns kurz fassen; die Ausgangstiere der Rasse Schneidemühl waren jedenfalls aa, denn F_1 zeigt eine eingipflige Kurve und F_2 eine einfache Spaltung 3 : 1. In der zweiten F_2 -Zucht liegen zu viele Rezessiven vor, doch war dies eine besonders kleine Kultur mit nur 40 Individuen, also sehr weiter Fehlergrenze.

1. F_1 Schneidemühl \times Fukuoka.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|--------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|----|---|
| Nach der 2. Häutung | | | | | | | | | | |
| $S \times F$ VA 9, 1915 | — | — | — | — | 0,6 | 8,6 | 72,1 | 18,7 | — | — |
| $F \times S$ VA 10, 1915 | — | — | — | — | 14,6 | 35,4 | 48,6 | 1,4 | — | — |
| Alte Klasseneinteilung | I | II | III | IV | V | IV | VII | | | |
| $S \times F$ VB 34, 1915 | — | — | 0,32 | 0,65 | 10,32 | 40,32 | 48,06 | | | |
| $F \times S$ VA 35, 1915 | — | 0,88 | 4,27 | 14,91 | 34,21 | 28,95 | 16,24 | | | |
| Nach der 3. Häutung | | | | | | | | | | |
| $S \times F$ | — | — | — | — | 11,4 | 52,6 | 32,6 | 3,4 | — | — |
| $F \times S$ | — | — | — | — | 33,1 | 28,1 | 38,8 | — | — | — |
| Alte Klasseneinteilung | I | II | III | IV | V | VI | VII | | | |
| $S \times F$ | 0,33 | 0,66 | 2,30 | 11,48 | 24,26 | 36,39 | 42,59 | | | |
| $F \times S$ | 0,90 | 7,21 | 17,12 | 27,93 | 34,23 | 11,71 | 0,90 | | | |
| Nach der 4. Häutung | | | | | | | | | | |
| $S \times F$ | 45 | 16,4 | 16,4 | 6,1 | 5,3 | 7,3 | 3 | — | — | — |
| $F \times S$ | 0,7 | 4,9 | 3,2 | 11,3 | 19,6 | 41,5 | 18,8 | — | — | — |
| Alte Klasseneinteilung | I | II | III | IV | V | VI | VII | | | |
| $S \times F$ | 5,66 | 11,32 | 13,58 | 29,42 | 29,81 | 8,68 | 1,51 | | | |
| $F \times S$ | 22,12 | 25 | 19,23 | 23,07 | 9,62 | 0,97 | — | | | |

2. F_2 Schneidemühl \times Fukuoka.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|--|------|-----|------|------|------|------|------|------|-----|---|
| $(S \times F)^2$ WA 8b, 1916 ¹⁾ | 27 | — | — | — | 1,4 | 4,2 | 28 | 37,4 | 2 | — |
| $(S \times F) (F \times S)$ WA 10, 1916 | 39 | — | — | 2,4 | 12,2 | 26,9 | 19,5 | — | — | — |
| $(F \times S) (S \times F)$ WA 11, 1916 | 24,3 | 2,8 | — | 0,9 | 2,8 | 10,3 | 26,1 | 28,1 | 4,7 | — |
| $S \times F^2$ | 28,6 | 0,6 | — | 1,4 | 2,2 | 12,2 | 22,2 | 30,2 | 2,6 | — |
| $S \times F (F \times S)$ | 46 | 5,4 | 5,4 | — | 2,7 | 29,7 | 10,8 | — | — | — |
| $(F \times S) (S \times F)$ | 14,1 | 7,8 | 1,6 | 4,7 | 9,3 | 18,7 | 11 | 29,6 | 3,2 | — |
| $S \times F^2$ | 29,2 | 3,4 | 6,7 | 1,1 | 17,9 | 15,8 | 12,4 | 13,5 | — | — |
| $S \times F (F \times S)$ | 60 | 24 | — | 4 | 8 | 4 | — | — | — | — |
| $(F \times S) (S \times F)$ | 41,9 | 4,6 | 18,5 | 11,7 | 2,3 | 9,3 | — | 11,7 | — | — |

¹⁾ Aus Plusselektionen in F_1 nach der 5. Häutung.

D. Kreuzungen der Rassen Schneidemühl und Ogi.

Auch bei dieser Kreuzung können wir uns, soweit F_1 und F_2 in Betracht kommen, einfach auf die Ausführungen bei der Kumamoto-Kreuzung berufen und die Interpretation direkt aus den folgenden Tabellen (S. 218) ablesen.

Wir schließen, daß $F_1 S \times O$ Nr. 1 die Kreuzung $aa \times AA = Aa$ bedeutet, dagegen $O \times S$ Nr. 2 die Kombination $A_s A_s \times AA = A_s A$. F_2 kann wegen der Intersexualität nur aus der mütterlichen Linie Ogi erhalten werden. $F_2 (O \times S)^2$ muß daher sein $AA_s \times AA_s = AA + 2 AA_s + A_s A_s$. Die Kurve stimmt entsprechend den früheren Ausführungen mit der Erwartung überein. Die Kombination $(O \times S) \times (S \times O)$ wäre

1. F_1 Schneidemühl \times Ogi.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|-----------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|------|----|---|
| Nach der 2. Häutung | | | | | | | | | | |
| 1. $S \times O$ VA 23, 1915 | — | — | — | 4,2 | 67,4 | 27,9 | — | — | — | — |
| 2. $O \times S$ VA 24, 1915 | — | — | — | — | 9,9 | 66,9 | 20,4 | 0,8 | — | — |
| Alte Klasseneinteilung | I | II | III | IV | V | VI | VII | | | |
| 3. $S \times O$ VB 36, 1915 | 4 | 13,71 | 26,86 | 37,71 | 21,14 | 1,71 | 0,57 | | | |
| 4. $O \times S$ VB 37, 1915 | — | 2,51 | 13,07 | 40,20 | 30,65 | 12,50 | 1,05 | | | |
| Nach der 3. Häutung | | | | | | | | | | |
| $S \times O$ | — | — | 3,2 | 22,6 | 54,8 | 19,4 | — | — | — | — |
| $O \times S$ | — | — | 2,8 | 12,3 | 47,5 | 40,6 | — | 1,8 | — | — |
| Alte Klasseneinteilung | I | II | III | IV | V | VI | VII | | | |
| $S \times O$ | 8,24 | 25,88 | 37,06 | 21,18 | 7,06 | — | — | | | |
| $O \times S$ | 3,11 | 18,13 | 31,59 | 38,34 | 8,28 | 0,52 | — | | | |
| Nach der 4. Häutung | | | | | | | | | | |
| $S \times O$ | 26,9 | 38,5 | 7,7 | 19,2 | 7,7 | — | — | — | — | — |
| $O \times S$ | 52,1 | 25 | 8,3 | 10,4 | 4,2 | — | — | — | — | — |
| Alte Klasseinteilung | I | II | III | IV | V | VI | VII | | | |
| $S \times O$ | 54,85 | 26,62 | 11,76 | 5,85 | — | — | — | | | |
| $O \times S$ | 49,17 | 19,34 | 16,08 | 13,26 | 2,21 | — | — | | | |

2. F_2 Schneidemühl \times Ogi.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|--|------|------|-----|------|------|------|------|------|----|---|
| Nach der 2. Häutung | | | | | | | | | | |
| $(O \times S)^2$ WA 31, 1916 aus VA 24 | 8,7 | 10,7 | 5,8 | 1 | 4,9 | 18,4 | 41,7 | 8,8 | — | — |
| $(O \times S) (S \times O)$ WA 52, 1916 aus VA 24 \times 23 | 14,3 | 1,4 | 5 | 9,3 | 12,9 | 12,1 | 40 | 5 | — | — |
| Nach der 3. Häutung | | | | | | | | | | |
| $(O \times S)^2$ | 25,5 | — | 5,5 | 14,5 | 12,7 | 41,8 | — | — | — | — |
| $(O \times S) (S \times O)$ | 17,1 | 2,4 | 7,3 | 20,3 | 20,3 | 20,3 | 9,8 | 2,5 | — | — |
| Nach der 4. Häutung | | | | | | | | | | |
| $(O \times S)^2$ ¹⁾ | 100 | | | — | — | — | — | — | — | — |
| $(O \times S) (S \times O)$ | 47,5 | 5 | 7,5 | 15 | 7,5 | 17,5 | — | — | — | — |

¹⁾ Klassifizierung nicht möglich.

dann $AA_s \times Aa = AA + AA_s + Aa + A_s a$ und auch hiermit stimmt die erhaltene Kurve nicht schlecht überein.

Von dieser Kreuzung wurden nun auch eine Anzahl Rückkreuzungen ausgeführt und darunter auch solche mit den ausgewählten Plusindividuen der Schneidemühlrasse, die wir ja als reine $A_s A_s$ isoliert hatten. Unter den in der folgenden Tabelle verzeichneten Zuchten findet sich zuerst als Nr. 1 die Kombination $S \times (S \times O)$, wobei das F_1 - σ aus der Zucht VA 23 (Nr. 1) stammt, also Aa heißt. Die Rückkreuzung ist

somit $A_s A_s \times Aa = 1/2 AA_s + 1/2 A_s a$. Die Kurve stimmt mit der Erwartung überein, allerdings erscheinen die 50% AA_s -Individuen etwas zu dunkel. Sodann haben wir als Nr. 4 die Kombination $O \times (S \times O)$, das F_1 -♂ wieder gleicher Provenienz, also $AA \times Aa = AA + Aa$. Auch diese Erwartung ist verwirklicht; aber hier sind auch die Aa -Tiere etwas zu dunkel. Sodann haben wir als Nr. 3 die Rückkreuzung eines $S + \text{—} \text{♀}$ mit F_1 -♂, $S \times O$ aus der F_1 -Zucht Nr. 23. Wie die Variabilitätsreihe zeigt, kann diese F_1 -Zucht Aa mit besonders großer Variationsbreite sein, es könnte sich aber auch um eine versteckte zweigipflige Kurve der Kombination $A_s a \times AA = AA_s + Aa$ handeln. Wie nun die Rückkreuzung Nr. 5, die deutlich eine einfache Spaltung $aa : Aa$ zeigt, beweist, kommen Aa -Tiere in der F_1 Nr. 3 vor. Es liegt also die Möglichkeit vor, daß die Rückkreuzung Nr. 2 entweder: $A_s A_s \times AA_s$ oder $A_s A_s \times Aa$ ist. Ersteres ist sicher nicht der Fall, letzteres dagegen sehr wahrscheinlich, wobei die Variation der $A_s A$ -Tiere mehr der Erwartung entspricht als bei der Rückkreuzung Nr. 1. Bleibt noch die Rückkreuzung Nr. 3, deren F_1 -Vater von F_1 Nr. 4 stammt. Letztere ist wohl eine eingipflige Aa -Zucht und dann ist auch diese Rückkreuzung vom Typus $A_s A_s \times Aa$, also gleich der letztbesprochenen. Im großen ganzen sind auch die Kurven sehr ähnlich. Das Verhalten der älteren Raupen brauchen wir wohl nicht besonders zu besprechen. Es ist das nach allem, was wir jetzt schon wissen, Erwartete, wie die Tabelle lehrt.

3. Rückkreuzungen Schneidemühl \times Ogi.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|--|----------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|------|------|
| Nach der 2. Häutung | | | | | | | | | | |
| 1. $S + \times (S \times O)$ WA 46, 1916 | 22,6 | 10,4 | 16,9 | 22,7 | 25,5 | 1,9 | — | — | — | — |
| 2. $S + \times (S \times O)$ WB 7, 1916 | 34,04 | 6,38 | 14,88 | 14,88 | 8,5 | 8,5 | 4,25 | 6,38 | 2,12 | — |
| 3. $S + \times (O \times S)$ WB 21, 1916 | 15,68 | 11,76 | 10,82 | 9,8 | 19,6 | 11,76 | 8,82 | 8,82 | 2,94 | — |
| 4. $O \times (S \times O)$ WA 65, 1916 | — | 2,6 | 21,3 | — | 27,3 | 19,6 | 29,1 | — | — | — |
| 5. $S \times (S \times O)$ WB 8, 1916 | 41,3 | 13,04 | 6,52 | 21,74 | 17,39 | — | — | — | — | — |
| Nach der 3. Häutung | $S + \times (S \times O)$ | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | $S + \times (S \times O)$ | 58,69 | 8,69 | 10,86 | 8,69 | 6,51 | — | 4,34 | 2,17 | — |
| | $S + \times (O \times S)$ | 33,33 | 9,68 | 12,9 | 10,76 | 9,68 | 12,91 | 5,38 | 4,30 | 1,07 |
| | $O \times (S \times O)$ | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | $S \times (S \times O)$ | 58,82 | 20,59 | 5,88 | 14,7 | — | — | — | — | — |
| Nach der 4. Häutung | $S + \times (S \times O)$ | 99 | | 1 | — | — | — | — | — | — |
| | $S + \times (S \times O)$ | 68,18 | 11,36 | 15,9 | 4,54 | — | — | — | — | — |
| | $S + \times (O \times S)$ | 60,71 | 20,24 | 10,71 | 5,95 | 2,38 | — | — | — | — |
| | $O \times (S \times O)$ 1) | 22,2 | — | 11,1 | 11,2 | 22,2 | 33,3 | — | — | — |
| | $S \times (S \times O)$ | 66,66 | 11,11 | 11,11 | 11,11 | — | — | — | — | — |

1) Nur wenige Individuen.

E. Kreuzungen der Rassen Schneidemühl und Hokkaido.

Die Charakteristika der Rasse Hokkaido gehen aus der Kurve Textabb. 130 hervor. In F_1 ist der sehr helle Hokkaidotyp zunächst dominant und dann findet die bekannte Verschiebung nach der dunkeln Seite hin statt, so daß zum Schluß sich die meisten Individuen in den dunkeln Klassen finden. Dies zeigt die folgende Tabelle:

1. F_1 Schneidemühl \times Hokkaido.

| Kombination | | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|------------------------|-----------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|-----|---|
| Nach der 2. Häutung | 1. $S \times H$ VA 13, 1915 | — | — | — | — | — | 22 | 57 | 20,2 | 0,8 | — |
| | 2. $H \times S$ VA 14, 1915 | — | — | — | — | — | 14,5 | 41,9 | 42,4 | 1,2 | — |
| | Alte Klasseneinteilung | I | II | III | IV | V | VI | VII | | | |
| | $S \times H$ VB 38, 1915 | — | — | — | — | 0,78 | 13,95 | 85,27 | | | |
| | $S \times H$ VB 40, 1915 | — | — | — | — | 5,98 | 35,88 | 58,14 | | | |
| | $H \times S$ VB 39, 1915 | — | — | — | — | 1,44 | 13,94 | 84,62 | | | |
| Nach der 3. Häutung | $H \times S$ VB 41, 1915 | — | — | 0,33 | 1,32 | 22,55 | 31,13 | 44,7 | | | |
| | $S \times H$ | — | — | 3,6 | 3,6 | 24,2 | 42,5 | 25,5 | 0,6 | — | — |
| | $H \times S$ | — | 0,6 | — | 4,2 | 38,3 | 37,1 | 17,9 | 2,4 | — | — |
| | Alte Klasseneinteilung | I | II | III | IV | V | VI | VII | | | |
| | $S \times H$ | — | 0,79 | 2,36 | 12,6 | 55,12 | 27,56 | 1,57 | | | |
| | $S \times H$ | 2,03 | 5,75 | 15,49 | 28,29 | 36,47 | 7,01 | 1,35 | | | |
| Nach der 4. Häutung | $H \times S$ | 0,5 | 0,99 | 4,46 | 10,89 | 35,64 | 42,57 | 4,95 | | | |
| | $H \times S$ | 2,07 | 6,55 | 12,07 | 19,31 | 31,03 | 24,83 | 4,14 | | | |
| | $S \times H$ | 51,8 | 14,9 | 17 | 5,4 | 9,2 | 0,7 | 0,7 | — | — | — |
| | $H \times S$ | 28,2 | 22,9 | 16,9 | 13,7 | 16,8 | 1,5 | — | — | — | — |
| | Alte Klasseneinteilung | I | II | III | IV | V | VI | VII | | | |
| | $S \times H$ | 41,67 | 20 | 25 | 12,50 | 0,33 | — | — | | | |
| Nach der 4. Häutung | $S \times H$ | 71,86 | 22,05 | 5,7 | 0,38 | — | — | — | | | |
| | $H \times S$ | 56,83 | 26,78 | 8,74 | 6,56 | 1,09 | — | — | | | |
| | $H \times S$ | 51,12 | 22,87 | 14,35 | 10,31 | 1,34 | — | — | | | |

Nur von den F_1 -Zuchten Nr. 1 und 2 wurde F_2 erhalten, die die folgende Tabelle wiedergibt (S. 221).

Man sieht sogleich, daß in der doppelreziproken Kreuzung die einfache 3 : 1-Spaltung erscheint, dagegen ist eine solche in $(H \times S)^2$ mit Plusselektion in F_1 nicht sichtbar. Die betreffende F_1 -Zucht zeigt nun eine Kurve, die sehr gut eine verdeckte zweigipflige Kurve sein kann und so besteht die Möglichkeit, daß sie eine Kreuzung $A_s a \times AA = AA_s + Aa$ darstellte. Dann wäre die F_2 $AA_s \times AA_s = AA + 2 AA_s + A_s A_s$. Auf Grund der vorliegenden Kurve ist dies gut möglich, falls die $A_s A_s$ -Tiere als Klasse V—VIII registriert wurden. Tatsächlich ist im Protokoll ausdrücklich bemerkt, daß die Individuen der höheren Klassen die Abdominalzeichnung wie die Klasse Hokkaido zeigen, während die der unteren Klassen schwarzes Abdomen haben, also typisch herausgespaltene Schneidemühl-Plus-Tiere sind. Die Interpretation ist also sicher richtig.

2. F₂ Schneidemühl × Hokkaido.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|-------------------------------------|------|------|------|-----|------|------|------|------|------|-----|
| Nach der 2. Häutung | | | | | | | | | | |
| H × S ² Wa 17a, 1916, | | | | | | | | | | |
| Plusselektion ¹⁾ | — | — | — | — | 8,6 | 8,6 | 14,3 | 51,4 | 11,4 | 5,7 |
| S × H (H × S) Wa 16, | | | | | | | | | | |
| 1916 | 22,4 | 6,9 | 0,9 | — | 3,5 | 1,7 | 39,7 | 28,1 | 0,8 | — |
| Nach der 3. Häutung | | | | | | | | | | |
| H × S ² | 5,9 | — | — | 5,9 | 35,3 | 20,6 | 17,6 | 3 | 8,8 | 2,9 |
| S × H (H × S) | 39 | — | 4,9 | 3,7 | 12,2 | 38 | 7,2 | — | — | — |
| Nach der 4. Häutung: | | | | | | | | | | |
| H × S ² | 40,1 | 3,3 | 23,3 | 6,6 | 16,7 | 6,7 | 3,3 | — | — | — |
| S × H (H × S) | 71,7 | 19,6 | — | 6,5 | 2,2 | — | — | — | — | — |

¹⁾ Plusselektion in VA 14 nach der 4. Häutung.

Wir können also sagen, daß die gesamten mitgeteilten Kreuzungsergebnisse mit der Rasse Schneidemühl beweisen, daß die bei ihr vertretenen Faktoren a und A_s mit allen A der anderen Rassen allelomorph sind.

F. Kreuzungen heterozygoter Berliner mit der Rasse Gifu.

Bei Beschreibung der Rasse Berlin wurde bereits bemerkt, daß die Ausgangsgeneration im Jahre 1916 neben vorwiegend Tieren der Klasse I einige hellere enthielt, die den Plustieren der Rasse Schneidemühl glichen. Diese Zucht sah nach der 2. Häutung folgendermaßen aus:

| I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|-----|----|-----|----|---|----|-----|------|----|---|
| 149 | 27 | 19 | 3 | 1 | | | | | |

In den folgenden Generationen fehlten aber die hellen Individuen. Bei einer Kreuzung solcher Berliner Tiere mit der Gifurasse traten in F₁ zweigipflige Kurven auf, wie die folgende Tabelle und Textabb. 111 zeigt:

1. F₁ Berlin × Gifu.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|-------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-----|
| Nach der 2. Häutung | | | | | | | | | | |
| B × G XB 8, 1917 | — | 0,61 | 1,84 | 3,07 | 3,68 | 12,27 | 6,74 | 7,98 | 58,99 | 4,9 |
| G × B XB 11, 1917 | — | 1,05 | 5,26 | 9,99 | 23,15 | 15,26 | 33,16 | 10,52 | 1,58 | — |
| Nach der 3. Häutung { B × G | — | 1,86 | 7,45 | 8,69 | 9,31 | 18,63 | 22,98 | 18,63 | 12,42 | — |
| { G × B | 1,07 | 1,60 | 4,28 | 20,31 | 22,95 | 16,57 | 26,74 | 5,88 | 0,53 | — |
| Nach der 4. Häutung { B × G | 15,59 | 9,09 | 15,94 | 15,67 | 16,22 | 12,99 | 7,79 | 7,79 | — | — |
| { G × B | 2,86 | 13,71 | 23,43 | 20,58 | 16,56 | 14,85 | 6,28 | 1,71 | — | — |

Nach dem für die Rasse Schneidemühl ausgeführten war also die Kreuzung mit einem heterozygoten Individuum der Berliner Rasse von der genetischen Beschaffenheit A_Ba ausgeführt worden. Die einzige F_2 , die daraus erhalten wurde, zeigte aber, wie die Kurve 111

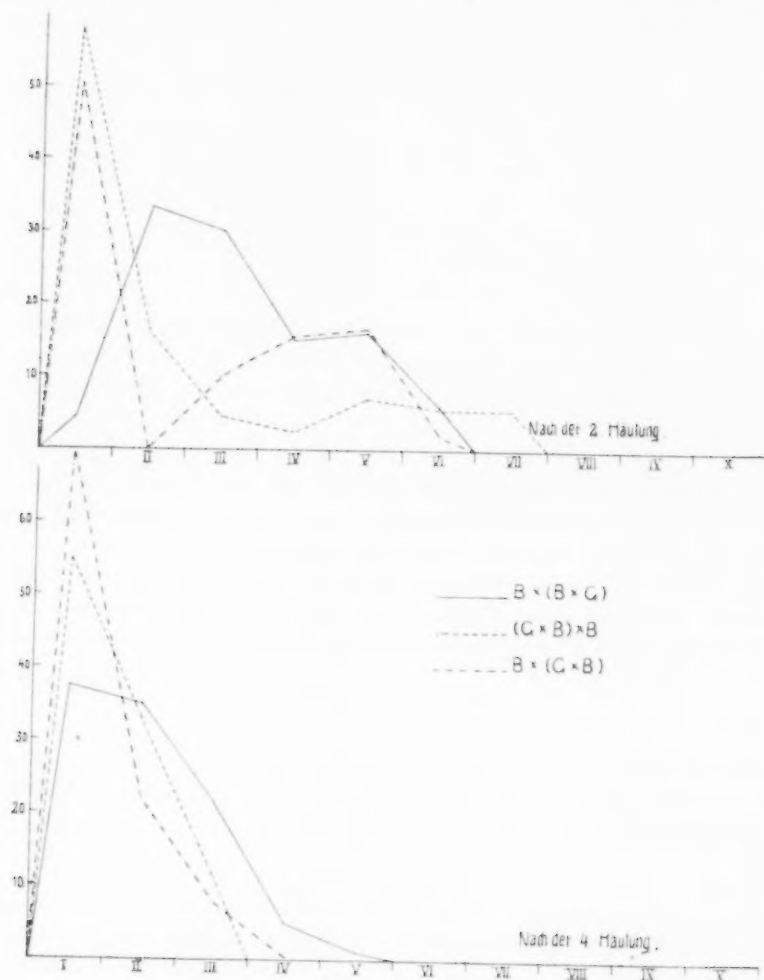


Abb. 110.

zeigt, eine einfache 3 : 1-Spaltung, es waren also zufällig zwei Aa -Individuen fortgepflanzt worden. Es wurden nun ferner drei Rückkreuzungen ausgeführt, die die folgende Tabelle und die Kurve Textabb. 110 darstellt:

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|---|-----------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|------|
| Nach der 2. Häutung | | | | | | | | | | |
| $G \times B)^2$ YB 11, 1918 . . | 22,48 | 4,65 | 3,1 | 6,98 | 7,75 | 12,41 | 20,93 | 15,5 | 6,2 | — |
| $B \times (B \times G)$ YB 21, 1918 . . | 4,42 | 33,63 | 30,08 | 15,05 | 10,61 | 6,19 | — | — | — | — |
| $G \times B) \times B$ YB 22, 1918 . . | 58,03 | 16,07 | 4,36 | 2,68 | 7,14 | 5,36 | 5,36 | — | — | — |
| $B \times (G \times B)$ YB 33, 1918 . . | 50,67 | 0,67 | 10 | 18 | 18,67 | 2 | — | — | — | — |
| 3. Häutung | | | | | | | | | | |
| | $(G \times B)^2$. . | 22,66 | 6,25 | 8,59 | 8,59 | 12,5 | 15,62 | 16,41 | 7,03 | 2,34 |
| | $B \times (B \times G)$. . | 13,59 | 33,01 | 35,93 | 8,73 | 7,76 | 0,97 | — | — | — |
| | $(G \times B) \times B$. . | 63,21 | 19,81 | 7,55 | 7,53 | 1,89 | — | — | — | — |
| | $B \times (G \times B)$. . | 51,70 | 19,73 | 19,72 | 8,84 | — | — | — | — | — |
| 4. Häutung | | | | | | | | | | |
| | $(G \times B)^2$. . | 37,4 | 8,94 | 13,82 | 14,64 | 8,13 | 6,89 | 9,76 | 1,63 | — |
| | $B \times (B \times G)$. . | 37,5 | 34,38 | 21,87 | 5,2 | 1,04 | — | — | — | — |
| | $(G \times B) \times B$. . | 55,24 | 33,33 | 11,42 | — | — | — | — | — | — |
| | $B \times (G \times B)$. . | 69,34 | 21,89 | 8,03 | 0,73 | — | — | — | — | — |

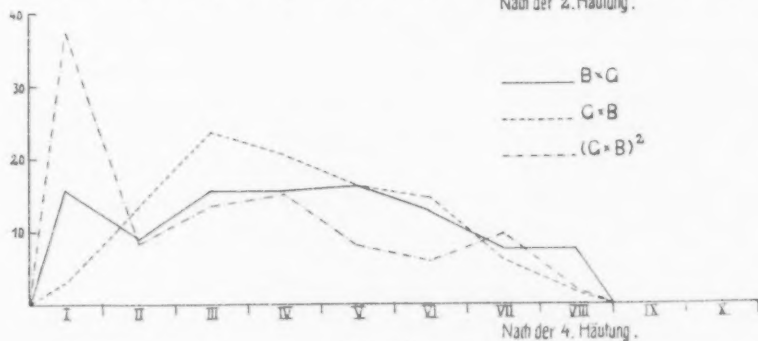
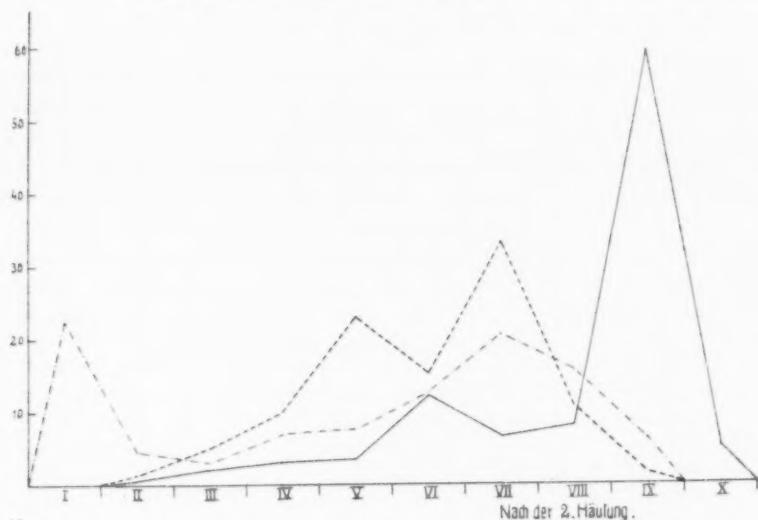


Abb. 111.

Zwei dieser Rückkreuzungen zeigen ohne weiteres die gewöhnliche 1 : 1-Spaltung mit ungefähr 50% Individuen in Klasse I. Die dritte aber $B \times (B \times G)$ zeigt ein anderes Verhalten, wie die Tabellen und Kurven zeigen. Wir gehen wohl nicht fehl in der Annahme, daß hier ein F_1 -Tier vom hellen Kurvengipfel, also von der Formel AA_B mit aa rückgekreuzt wurde, mit dem Resultat Aa und A_Ba .

d) Vierte Serie.

Hier sollen ein paar Kreuzungskombinationen aufgezählt werden, die aus diesem oder jenem Grunde unvollständig sind und im wesentlichen nur dem Nachweis dienen können, daß ein einfaches mendelndes Verhalten vorliegt.

A. Kreuzungen der Rassen Massachusetts und Hokkaido.

Die Tiere der Rasse Massachusetts sind stets in der I. Klasse; Hokkaido-Raupen sind in jungen Stadien sehr hell, in älteren Stadien dunkel. Die folgende Tabelle zeigt, daß nach der 2. Häutung in F_1 hell einigermaßen dominant ist; F_2 , das nur in der Kombination $(M \times H)^2$ vorliegt, zeigt eine einfache Mendelspaltung 3 : 1. Es ist dabei bemerkenswert, daß die 25% reiner Dominanten viel dunkler sind (M = etwa VIII) als es der reinen Hokkaidorasse entspricht (M = etwa IX). Die Rückkreuzung $(M \times H) \times M$ gibt die typische 1 : 1-Spaltung, dagegen die Rückkreuzung $(M \times H) \times H$ nur helle Tiere, entsprechend den 50% AA und 50% Aa . Weitere Kombinationen fehlen.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|-------------------------------------|------|----|-----|-----|------|------|------|------|------|---|
| Nach der 2. Häutung | | | | | | | | | | |
| $M \times H$ WA 90, 1916 . . . | — | — | — | — | 5,7 | 22,8 | 65,7 | 5,8 | — | — |
| $(M \times H)^2$ XA 9, 1917 . . . | 25,8 | — | — | 14 | 9,7 | 31,2 | 16,1 | 3,2 | — | — |
| $(M \times H) \times H$ XA 10, 1917 | — | — | — | — | 11,1 | 11,1 | 14,3 | 42,9 | 20,6 | — |
| $(M \times H) \times M$ XA 11, 1917 | 53,6 | — | — | — | — | 10,7 | 32,1 | 3,6 | — | — |
| Nach d. 3. Häutung: $M \times H$ | — | — | 3,3 | 3,3 | 90,1 | 3,3 | — | — | — | — |
| Nach d. 4. Häutung: $M \times H$ | 10 | 60 | 30 | — | — | — | — | — | — | — |

B. Kreuzungen der Rassen Massachusetts und Gifu.

Auch hier ist den Tabellen kaum etwas zuzufügen. Wir sehen ohne weiteres die unvollkommene Dominanz in F_1 , die 3 : 1-Spaltung in F_2 und die 1 : 1-Spaltung bei der Rückkreuzung.

1. F₁ Massachusetts × Gifu.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|--------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|----|---|
| Nach der { M × G WA 84, 1916 | — | — | — | — | 27,6 | 58,6 | 13,8 | — | — | — |
| 2. Häutung { G × M WA 83, 1916 | — | — | 2 | 24 | 34 | 32 | 8 | — | — | — |
| Nach der { M × G | — | — | — | — | 82,7 | 14,8 | 2,5 | — | — | — |
| 3. Häutung { G × M | — | — | 100 | | | — | — | — | — | — |
| Nach der { M × G | 10,2 | 15,4 | 30,8 | 38,5 | 5,1 | — | — | — | — | — |
| 4. Häutung { G × M | 27,8 | 55,6 | 16,6 | — | — | — | — | — | — | — |

2. F₂ und Rückkreuzungen Massachusetts × Gifu.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX |
|--|------|----|------|------|------|------|-------|------|----|
| Nach der 2. Häutung | | | | | | | | | |
| G × M ² XA 12, 1917 | 24,8 | — | 7,8 | 15,8 | 10,9 | 17,4 | 18,16 | 4,7 | — |
| (G × M) × M XA 14, 1917 | 52 | — | — | — | 36 | 12 | — | — | — |
| (G × M) × (M × G) XA 15, 1917 | 24,6 | — | 11,6 | 19 | 14,5 | 12,9 | 11,6 | 5,8 | — |

C. Kreuzungen der Rassen Massachusetts und Ogi.

Wie die folgende Tabelle zeigt, haben wir auch hier das einfache monohybride Mendelverhalten wie in den vorhergehenden Fällen.

1. F₁ Ogi × Massachusetts.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|--------------------------------|------|------|-----|------|------|------|------|------|----|---|
| Nach der { O × M WA 91, 1916 | — | — | — | 5,9 | 41,2 | 30,9 | 17,6 | 4,4 | — | — |
| 2. Häutung { M × O WA 92, 1916 | — | — | — | — | 24,6 | 58,1 | 21,3 | — | — | — |
| Nach der { O × M | — | — | — | 17,6 | 53 | 17,6 | 11,8 | — | — | — |
| 3. Häutung { M × O | — | — | — | — | 78,1 | 17,1 | 8,8 | — | — | — |
| Nach der { O × M | 20,8 | 33,3 | 25 | 16,7 | 4,2 | — | — | — | — | — |
| 4. Häutung { M × O | 3,8 | 19,2 | 3,8 | 46,2 | 27 | — | — | — | — | — |

2. F₂ und Rückkreuzungen Ogi × Massachusetts.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|--|------|----|-----|----|------|------|------|------|----|---|
| Nach der 2. Häutung | | | | | | | | | | |
| (O × M) ² XA 20, 1917 | 22,1 | — | — | — | 11,8 | 42,5 | 23,6 | — | — | — |
| (O × M) (M × O) XA 21, 1917 | 30,6 | — | — | — | 8,2 | 26,5 | 32,6 | 2,1 | — | — |
| (O × M) × O XA 22, 1917 | — | — | — | — | 25,2 | 10,4 | 33,2 | 31,2 | — | — |
| (O × M) × M XA 23, 1917 | 48 | — | — | 2 | 34 | 12 | 4 | — | — | — |

D. Kreuzungen der Rassen Fiume und Aomori.

Auch hier liegt wieder das einfache Mendelverhalten vor, das die Tabellen ohne weiteres erläutern:

1. F_1 Fiume \times Aomori.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|--------------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|----|---|
| Nach der 2. Häutung | | | | | | | | | | |
| $F \times A$ VA 33, 1915. . . | — | — | — | — | — | 27,4 | 70,9 | 1,7 | — | — |
| $A \times F$ VA 34, 1915. . . | — | — | — | — | 4,7 | 42,4 | 52,9 | — | — | — |
| Nach der 3. Häutung $F \times A$. . | — | 1,2 | 10,5 | 20,9 | 12,8 | 40,7 | 13,9 | — | — | — |
| $A \times F$. . | — | — | — | — | 36 | 58,3 | 5,7 | — | — | — |
| Nach der 4. Häutung $F \times A$. . | 55,9 | 13,7 | 13,7 | 8,4 | 8,3 | — | — | — | — | — |
| $A \times F$. . | 14,1 | 26,7 | 20 | 33,3 | 5,2 | 0,7 | — | — | — | — |

2. F_2 Fiume \times Aomori.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|--|------|-----|------|-----|------|------|------|------|----|---|
| Nach der 2. Häutung | | | | | | | | | | |
| $(A \times F)^2$ WA 36, 1916 . . | 9,8 | 9,8 | 5,9 | 2,9 | 10,8 | 15,7 | 41,2 | 3,9 | — | — |
| $(A \times F)(F \times A)$ WA 37, 1916 | 28,1 | — | 1,8 | 5,3 | 7 | 15,9 | 31,5 | 10,5 | — | — |
| Nach d. 3. Häutg. $(A \times F)^2$ | 24,1 | 1,8 | 1,8 | 5,6 | 31,5 | 27,8 | 7,4 | — | — | — |
| Nach d. 4. Häutg. $(A \times F)^2$ | 34,8 | 8,7 | 13,1 | 8,6 | 17,4 | 13,1 | 4,3 | — | — | — |

3. Rückkreuzungen Fiume \times Aomori.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|---|-------|------|-------|-------|-------|------|-------|------|----|---|
| Nach der 2. Häutung | | | | | | | | | | |
| $A \times (F \times A)$ WA 68, 1916 | — | — | — | — | 8,6 | 13,8 | 67,3 | 10,3 | — | — |
| $A \times (F \times A)$ XB 31, 1917 | — | 0,97 | 4,38 | 17,50 | 24,38 | 31,7 | 17,07 | 3,9 | — | — |
| $A \times (A \times F)$ WA 69, 1916 | — | — | — | 1,1 | 13,6 | 29,9 | 50,4 | 5 | — | — |
| Nach der 4. Häutung $A \times (F \times A)$ | 9,5 | 14,3 | 11,9 | 20,4 | 23,8 | 16,7 | 2,4 | — | — | — |
| $A \times (F \times A)$ | 23,19 | 7,21 | 21,65 | 31,97 | 13,4 | 2,56 | — | — | — | — |
| $A \times (A \times F)$ | 22 | 22 | 26 | 6 | 6 | 14 | 4 | — | — | — |

E. Kreuzungen der Rassen Fiume und Stuttgart.

Eine genaue Analyse der Kreuzung dunkler Rassen untereinander ist nur möglich, wenn dazu eine besondere Klasseneinteilung ausgedacht wird. Immerhin kann man aber auch aus der gewöhnlichen Statistik etwas entnehmen. Die Rasse Stuttgart befindet sich in Klasse I, während Fiume mit einer gewissen Unsicherheit in I—III zu klassifizieren ist. Bei den Kreuzungen sind aber alle F_1 -Tiere in Klasse I, in F_2 und den Rückkreuzungen erschienen wieder Tiere in Klasse II und III, wie die folgende Tabelle zeigt. Es dürfte also auch hier wohl eine einfache Mendelspaltung vorliegen:

F₁, F₂ und Rückkreuzungen Stuttgart × Fiume.

| Kombination | | I | II | III |
|------------------------|---------------------------------------|-------|-------|------|
| Nach der 2. Häutung | St × F WB 80, 1916 . . | 100 | — | — |
| | F × ST WB 33, 1916 . . | 100 | — | — |
| | (St × F) ² XB 38, 1917 . . | 76,08 | 14,67 | 9,23 |
| | (F × St) ² XB 40, 1917 . . | 92,91 | 5,59 | 1,49 |
| | F × (F × St) XB 19, 1917 | 98,70 | 1,29 | — |
| | (F × St) × F XB 28, 1917 | 84,54 | 14,01 | 1,01 |
| Nach der 3. Häutung | St × F | 100 | — | — |
| | F × St | 100 | — | — |
| | (St × F) ² | 88,04 | 9,78 | 2,17 |
| | (F × St) ² | 92,91 | 6,29 | 0,78 |
| | F × (F × St) | 96,77 | 4,22 | — |
| | (F × St) × F | 91,09 | 8,41 | 0,49 |
| Nach der 4. Häutung | St × F | 100 | — | — |
| | F × St | 100 | — | — |
| | (St × F) ² | 98,26 | 1,73 | — |
| | (F × St) ² | 98,24 | 1,23 | 0,41 |
| | F × (F × St) | 100 | — | — |
| | (F × St) × F | 100 | — | — |

F. Kreuzungen mit der Aomorirasse.

Von den zahlreichen Kreuzungen mit der Aomorirasse wurden die meisten wegen der Heterozygotie dieser Rasse (s. o.) ausgeschaltet und auf die Analyse verzichtet, die genau so verlaufen würde, wie bei den beiden Schneidemühlkreuzungen. Hier seien nur ein paar einfache Kombinationen gegeben, bei denen zufällig reine AA-Tiere verwandt wurden, so daß wieder die einfache Mendelspaltung ohne weiteres sichtbar wird.

Spaltung bei Kreuzung mit der Aomori-Rasse: (2. Häutung).

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|--|-------|-------|-------|------|------|------|------|------|----|---|
| 1. (Aomori × Schneidemühl) ² | | | | | | | | | | |
| WA 28, 1916 | 21,1 | — | 4,2 | 7,4 | 30,4 | 21,1 | 15,8 | — | — | — |
| 2. (Aomori × Massachusetts) ² | | | | | | | | | | |
| XA 17, 1917 | 25 | — | — | — | 3,3 | 34,2 | 37,5 | — | — | — |
| 3. (Ao. × Stuttgart) × Stutt- | | | | | | | | | | |
| gart XB 14, 1917 | 54,69 | 13,28 | 21,91 | 7,03 | 2,23 | 0,39 | — | — | — | — |

e) Fünfte Serie.

In dieser Serie seien endlich einige Kreuzungen besprochen, die zwischen verschiedenen hellen japanischen Rassen ausgeführt wurden, wobei in den meisten Fällen der eine Partner die Kumamotorasse ist, die dauernd hell bleibt und der andere Partner eine der Rassen, die erst hell sind und dann dunkler.

A. Kreuzungen der Rassen Kumamoto und Hokkaido.

Die Rasse Kumamoto ist dauernd hell, die Rasse Hokkaido in jungen Stadien noch heller, später aber nachdunkelnd. Die folgende Tabelle gibt nun die F_1 -Resultate:

1. F_1 Kumamoto \times Hokkaido.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|--------------------------------|---|-----|-----|-----|-----|------|------|------|------|------|
| Nach der 2. Häutung | | | | | | | | | | |
| $K \times H$ VA 37, 1915 . . . | — | — | — | — | — | 0,7 | — | 49,6 | 49 | 0,7 |
| $H \times K$ VA 38, 1915 . . . | — | — | — | — | — | — | 0,6 | 30,3 | 56,4 | 12,7 |
| Nach der 3. Häutung | | | | | | | | | | |
| $K \times H$. . . | — | — | — | — | — | — | 0,8 | 33,9 | 48 | 17,3 |
| $H \times K$. . . | — | — | — | — | — | 0,6 | 7,4 | 20,2 | 60,6 | 11 |
| Nach der 4. Häutung | | | | | | | | | | |
| $K \times H$. . . | — | — | — | — | — | — | 2,6 | 68,4 | 26,4 | 2,6 |
| $H \times K$. . . | — | 1,6 | 3,2 | 8,1 | 6,5 | 14,5 | 37,1 | 22,6 | 6,4 | — |

Sie zeigt nun zunächst, daß in jungen Stadien die Kreuzung $H \times K$ viel heller ist als die reziproke Kreuzung, daß also wieder deutliche Matroklinie vorliegt. In älteren Stadien dreht sich aber das Verhältnis um und die Tiere der Kreuzung $H \times K$ werden viel dunkler als die von $K \times H$. Auch dies ist wieder ausgesprochene Matroklinie. Die Kurve Textabb. 112 illustriert deutlich den Befund. Die nun folgende Tabelle gibt die Ergebnisse von F_2 wieder:

2. F_2 aus Kumamoto \times Hokkaido.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|--|---|----|-----|-----|-----|------|-----|------|------|------|
| Nach der 2. Häutung | | | | | | | | | | |
| $(K \times H)^2$ WA 40, 1916 | — | — | — | — | — | — | 4 | 61,3 | 29,3 | 5,4 |
| $(H \times K)^2$ Plussel. WA 41a, 1916 ¹⁾ | — | — | — | — | — | — | — | 35,5 | 54,8 | 9,7 |
| $(H \times K)^2$ Minussel. WA 41, 1916 | — | — | — | — | — | — | 0,7 | 47,6 | 33,1 | 18,6 |
| $(H \times K) (K \times H)$ WA 42, 1916 . . . | — | — | — | — | — | — | — | 34,6 | 38,5 | 26,9 |
| $(K \times H) (H \times K)$ WA 43, 1916 . . . | — | — | — | — | — | — | 5,6 | 75,8 | 18,6 | — |
| Nach der 4. Häutung | | | | | | | | | | |
| $(K \times H)^2$ | — | — | — | — | — | — | 20 | 80 | — | — |
| $(H \times K)^2$ | — | — | — | — | 3 | 9 | 3 | 70 | 15 | — |
| $(H \times K)^2$ | — | — | — | 8,3 | 5,6 | 13,9 | 8,3 | 61,1 | 2,8 | — |

¹⁾ Selektion nach der 4. Häutung in F_1 .

Es liegen die reziproken und die doppelreziproken F_2 vor und von der Kreuzung $(H \times K)^2$ je eine Plus- und Minusselektion nach der 4. Häutung in F_1 . Die beiden Selektionen zeigen aber keine irgendwie deutliche Verschiedenheit des Resultats. Wenn wir nun die F_2 -Kurven, wie sie in Textabb. 112 wiedergegeben sind, betrachten, so dürfte es wohl kaum möglich sein, daraus mit Deutlichkeit eine Spaltung (nach der 2. Häutung) abzulesen. Die Klassenmittel der beiden Rassen

liegen zu nahe und die transgredierende Variabilität ist zu groß. Da-
 gegen könnte aus dem Verhalten der Kreuzungen $(H \times K)^2$ nach der
 4. Häutung wohl eine einfache Spaltung abgelesen werden. Wenn wir
 die zugehörige F_1 -Kurve (für 100% Aa heteroz.) auf die gleiche Größe

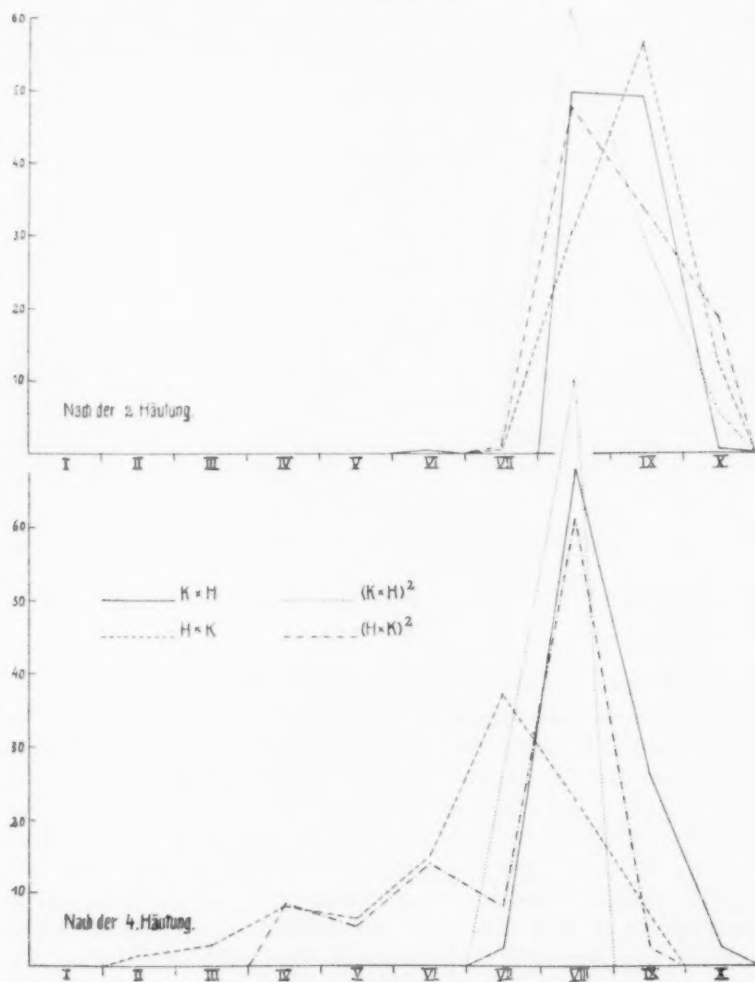


Abb. 112.

reduzieren wie in F_2 (für 50% heteroz.), so erhalten wir die in Textabb. 113
 wiedergegebene Kurve, die ganz gut eine Kombinationskurve einer
 Spaltung 1 : 2 : 1 verglichen mit F_1 darstellen kann. Mehr läßt sich
 jedenfalls nicht sagen. Es fällt aber auch in den F_2 -Zuchten die deut-

liche Matroklinie auf, sowohl nach der 2. wie nach der 4. Häutung, so daß wir vermuten, daß eine genaue Analyse des Falles ähnliche Resultate ergeben würde wie bei den Kreuzungen mit deutlichem mütterlichem Einfluß. Damit stimmen auch die Notizen der Protokolle über den statistisch nicht zu ermittelnden Gesamteindruck der Zuchten überein. Nur in der mütterlichen Linie Hokkaido wurden in F_2 Individuen erhalten, die, wenn für sich betrachtet, als reine Hokkaidotiere bezeichnet werden könnten.

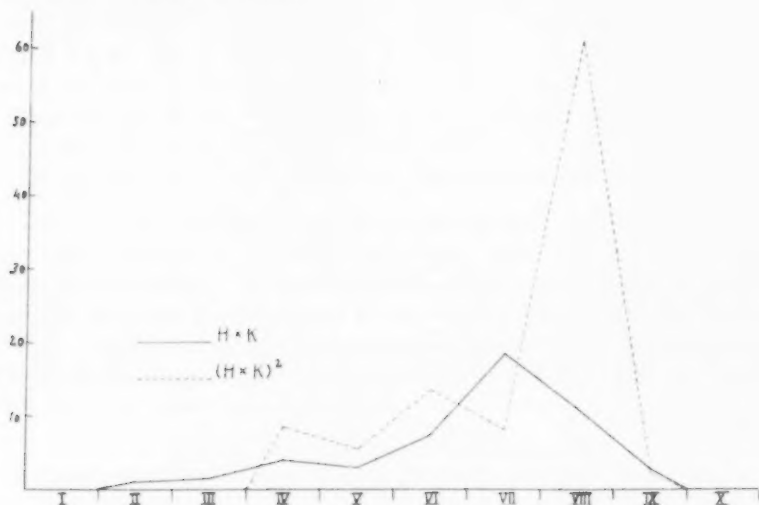


Abb. 113.

B. Kreuzungen der Rassen Kumamoto mit Gifu und Ogi.

Die Mittel der drei Rassen liegen nach der 2. Häutung so nahe beieinander, daß wohl kaum eine Spaltung nachzuweisen wäre auf Grund der Statistik des Thorakalfleckes. Und angesichts der starken Fluktuation sowohl in den reinen Rassen Ogi und Gifu wie in den F_1 -Tieren nach der 4. Häutung ist auch eine exakte Analyse der Kurve kaum denkbar. Trotzdem gibt es einige Anhaltspunkte dafür, daß auch hier eine einfache Mendelspaltung vorliegt. So sollten z. B. bei der Rückkreuzung $(K \times G) \times K$ nach der 4. Häutung die hellen Kumamotiere von den sich verdunkelnden Bastarden abstechen. Tatsächlich finden sich nur bei dieser Rückkreuzung noch 32% Tiere in der hellsten Klasse. Außerdem zeigen die Protokollangaben über den allgemeinen Habitus der Zuchten wieder, daß die statistisch kaum erfassbare Spaltung bei Inspektion doch sichtbar wird. Mehr läßt sich auf Grund des vorliegenden Materials kaum sagen und so seien in den folgenden Tabellen nur noch die tatsächlichen Befunde verzeichnet.

1. F₁ Kumamoto × Gifu.

| Kombination | | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|------------------------|------------------------|------|-----|-------|-------|-------|-------|-------|------|------|---|
| Nach der 2. Häutung | K × G VA 49, 1915 | — | — | — | — | — | — | 7,2 | 75,7 | 17,1 | — |
| | G × K VA 50, 1915 | — | — | — | — | — | — | 14,6 | 63 | 22,4 | — |
| | Alte Klasseneinteilung | I | II | III | IV | V | VI | VII | | | |
| | K × G VB 49, 1915 | — | — | — | — | — | 9,09 | 90,91 | | | |
| | G × K VB 48, 1915 | — | — | — | — | 0,92 | 9,17 | 89,91 | | | |
| Nach der 3. Häutung | K × G | — | — | — | — | — | — | 8,7 | 87 | 4,3 | — |
| | G × K | — | — | — | — | — | — | 14,8 | 78,4 | 6,8 | — |
| | Alte Klasseneinteilung | I | II | III | IV | V | VI | VII | | | |
| | K × G | — | — | — | — | — | 2,40 | 97,60 | | | |
| | G × K | — | — | — | — | — | 9 | 91 | | | |
| Nach der 4. Häutung | K × G | — | — | 2 | — | 2 | 13,7 | 19,6 | 43,1 | 19,6 | — |
| | G × K | — | — | 1,3 | 2,5 | 3,8 | 22,8 | 26,6 | 43 | — | — |
| | Alte Klasseneinteilung | I | II | III | IV | V | VI | VII | | | |
| | K × G | — | — | — | — | — | 18,92 | 81,08 | | | |
| | G × K | — | — | — | 1,27 | 1,27 | 17,72 | 79,75 | | | |
| Nach der 5. Häutung | K × G | — | 2,6 | 5,1 | 5,1 | 5,2 | 35,9 | 25,6 | 20,5 | — | — |
| | G × K | 5,3 | 3,6 | 5,4 | 16 | 16,1 | 23,7 | 17,9 | 12,5 | — | — |
| | Alte Klasseneinteilung | I | II | III | IV | V | VI | VII | | | |
| | K × G | 3,85 | — | 11,54 | 23,08 | 26,92 | 26,92 | 7,69 | | | |
| | G × K | 9,52 | — | 4,76 | 11,90 | 30,95 | 26,19 | 21,43 | | | |

3. Rückkreuzungen Kumamoto × Gifu.

| Kombination | | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|-------------------------|-------------|---|----|-----|------|------|------|-------|-------|-------|-------|
| Nach der 2. Häutung | | | | | | | | | | | |
| K × G) × G WA 78, 1916 | | — | — | — | — | — | — | — | 87 | 13 | — |
| G × (K × G) WA 79, 1916 | | — | — | — | — | — | — | 69,2 | 30,8 | — | — |
| G × K) × G WA 80, 1916 | | — | — | — | — | — | — | 15,6 | 65,6 | 18,8 | — |
| K × G) × G WB 1, 1916 . | | — | — | — | — | — | — | — | — | 39,21 | 60,78 |
| (G × K) × G WB 16, 1916 | | — | — | — | — | — | — | — | — | 6,78 | 93,22 |
| G × (G × K) WB 23, 1916 | | — | — | — | — | — | — | — | 1,2 | 41,91 | 56,89 |
| (K × G) × K WB 26, 1916 | | — | — | — | — | — | — | — | 2,6 | 53,25 | 44,15 |
| Nach der 4. Häutung | (K × G) × G | — | — | 3,1 | — | 15,6 | — | 59,4 | 21,9 | — | — |
| | G × (K × G) | — | — | — | 2 | 4,1 | 42,9 | 16,3 | 34,7 | — | — |
| | (G × K) × G | — | — | — | — | 22 | 41,3 | 30,3 | 5,5 | 0,9 | — |
| | (K × G) × G | — | — | — | — | — | 3,03 | 9,09 | 30,3 | 51,51 | 6,06 |
| | (G × K) × G | — | — | — | — | 0,77 | 3,1 | 6,98 | 34,88 | 46,51 | 7,75 |
| | G × (G × K) | — | — | — | 5,56 | — | 5,56 | 11,11 | 33,33 | 33,33 | 11,11 |
| | (K × G) × K | — | — | — | — | 1,54 | 3,08 | 7,69 | 15,38 | 40,0 | 32,31 |

2. F₂ Kumamoto × Gifu.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|---|---|----|-----|----|-----|------|------|------|------|------|
| Nach der 2. Häutung | | | | | | | | | | |
| K × G) ² WA 58a ¹⁾ . . . | — | — | — | — | — | — | 18,7 | 79,2 | 2,1 | — |
| (G × K) ² WA 59a ²⁾ . . . | — | — | — | — | — | — | 5,5 | 87,3 | 7,2 | — |
| (G × K) (K × G) WA 60 . . | — | — | — | — | — | — | — | 48,4 | 45,2 | 6,9 |
| Nach der { K × G) ² . . . | — | — | — | — | — | — | 24,1 | 75,9 | — | — |
| 3. Häutung { G × K) ² . . . | — | — | — | — | — | 4 | 24 | 72 | — | — |
| { (G × K) (K × G) | — | — | — | — | — | — | — | 4,3 | 74 | 21,7 |
| Nach der { K × G) ² . . . | — | — | — | — | — | 15,8 | 31,6 | 52,6 | — | — |
| 4. Häutung { (G × K) (K × G) | — | — | — | — | 7,1 | 7,2 | 14,3 | 71,4 | — | — |

¹⁾ Aus nach der 5. Häutung in F₁ ausgewählten Plustieren.²⁾ Aus nach der 5. Häutung ausgewählten Minustieren.4. F₁ Ogi × Kumamoto.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|--------------------------|-----|-----|-----|------|------|------|------|------|------|---|
| Nach der 2. Häutung: | | | | | | | | | | |
| O × K VA 47, 1915 . . . | — | — | — | — | — | — | 20,7 | 71 | 8,3 | — |
| K × O VA 48, 1915 . . . | — | — | — | — | — | — | 41,5 | 55,8 | 3,2 | — |
| Nach der { O × K . . . | — | — | — | — | — | — | 27,8 | 67,6 | 4,4 | — |
| 3. Häutung { K × O . . . | — | — | — | — | — | — | 38,3 | 58,3 | 3,4 | — |
| Nach der { O × K . . . | — | — | — | — | 1,6 | 6,6 | 59 | 32,8 | — | — |
| 4. Häutung { K × O . . . | — | — | — | — | 2 | 8,1 | 24,2 | 46,5 | 18,2 | — |
| Nach der { O × K . . . | 1,3 | 4,3 | 2,9 | 8,6 | 11,5 | 31,4 | 22,9 | 17,1 | — | — |
| 5. Häutung { K × O . . . | 6,9 | 6,9 | 3,5 | 10,3 | 37,9 | 24,1 | 3,5 | 6,9 | — | — |

5. F₂ und Rückkreuzungen Kumamoto × Ogi.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|---|---|------|-----|----|------|------|------|------|-----|-----|
| Nach der 2. Häutung: | | | | | | | | | | |
| (O × K) ² WA 54, 1916 . . . | — | — | — | — | — | — | 14 | 80 | 6 | — |
| (K × O) ² WA 55, 1916 . . . | — | — | — | — | — | 17,8 | 35,5 | 46,7 | — | — |
| (O × K) (K × O) WA 56, 1916 | — | — | — | — | — | 2,5 | 55,6 | 40,4 | 1,5 | — |
| (K × O) (O × K) WA 57, 1916 | — | — | — | — | — | — | 11,5 | 80,8 | 7,7 | — |
| O × (K × O) WA 75, 1916 . . | — | — | — | — | — | 5,6 | 44,9 | 41,1 | 7,5 | 0,9 |
| (K × O) × O WA 76, 1916 . . | — | — | — | — | — | — | 39,8 | 56,6 | 3,6 | — |
| O × (O × K) WA 77, 1916 . . | — | — | — | — | — | 4,9 | 48,5 | 46 | 0,6 | — |
| Nach der { O × K) ² . . . | — | — | — | — | — | — | 9,1 | 90,9 | — | — |
| 3. Häutung { (K × O) ² . . . | — | — | — | — | — | 22 | 46,3 | 31,7 | — | — |
| Nach der { O × K) ² . . . | — | — | — | — | — | — | 100 | — | — | — |
| { (K × O) ² . . . | — | — | — | — | 3,6 | 67,9 | 14,3 | 14,2 | — | — |
| 4. Häutung { O × (K × O) . . . | — | — | — | — | 20,7 | 37,9 | 13,8 | 27,6 | — | — |
| { (K × O) × O)* . . . | — | 22,2 | — | — | 11,1 | 66,6 | — | — | — | — |
| { O × (O × K) . . . | — | — | — | — | 11,1 | 11,1 | 77,8 | — | — | — |

*) Nur wenige Individuen.

Aus den vorstehenden Tabellen ergibt sich übrigens für F_1 etwas Merkwürdiges. Bei der Kreuzung Kumamoto \times Gifu finden wir wieder die wohlbekannte Matroklinie der reziproken Kreuzungen. Dagegen bei der Kreuzung Kumamoto \times Ogi ist umgekehrt deutliche Patroklinie vorhanden, d. h. die Kreuzung $K \times O$ ist dunkler als $O \times K$. Im letzteren Falle zeigt auch F_2 eine deutliche Patroklinie der gleichen Art. Wir haben später (1921) noch einmal solche Kombinationen mit der ähnlichen Rasse Gifu B und der früher erwähnten neu importierten Kumamotorasse ausgeführt und erhielten dabei das gleiche Resultat. Da von den alten Kreuzungen keine Photographien vorliegen, seien die der neuen Wiederholung als Belege in den Textabb. 114—117 wiedergegeben, und zwar 114—117 $K \times G$, 118—121 $G \times K$, 122—125 $K \times O$, 126—129 $O \times K$. Schade, daß eine Analyse dieser Merkwürdigkeit bisher nicht möglich war.

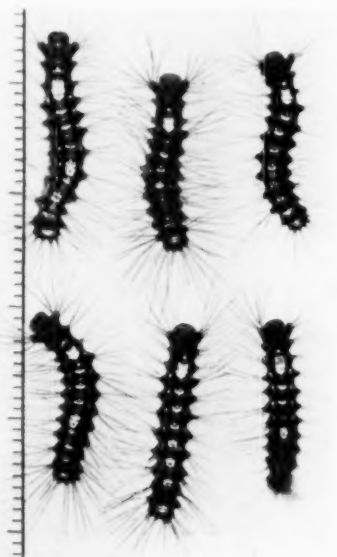


Abb. 114.

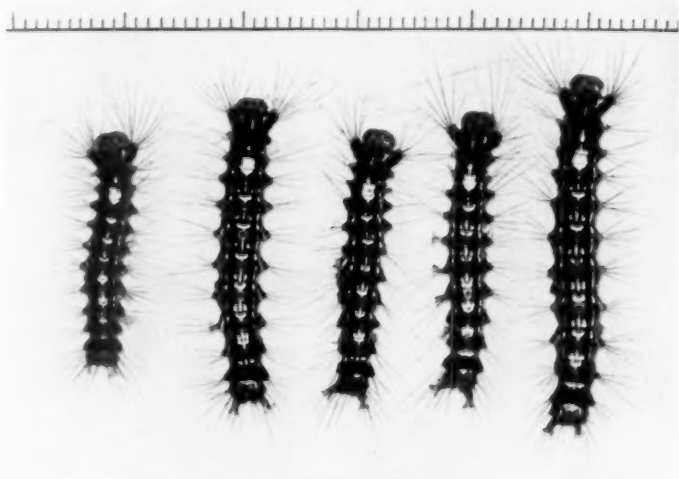


Abb. 115.

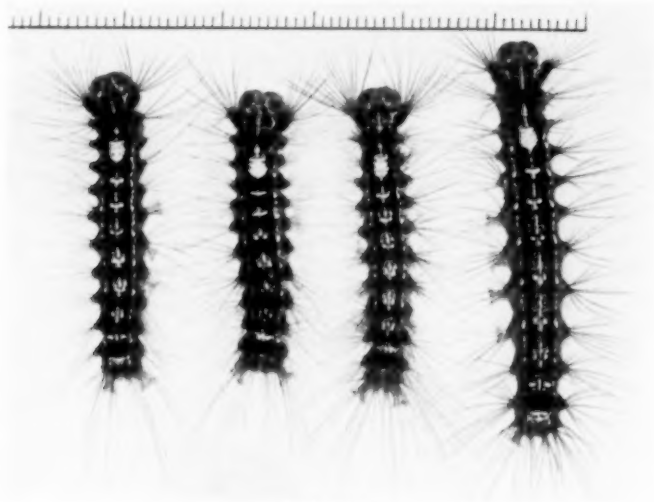


Abb. 116.

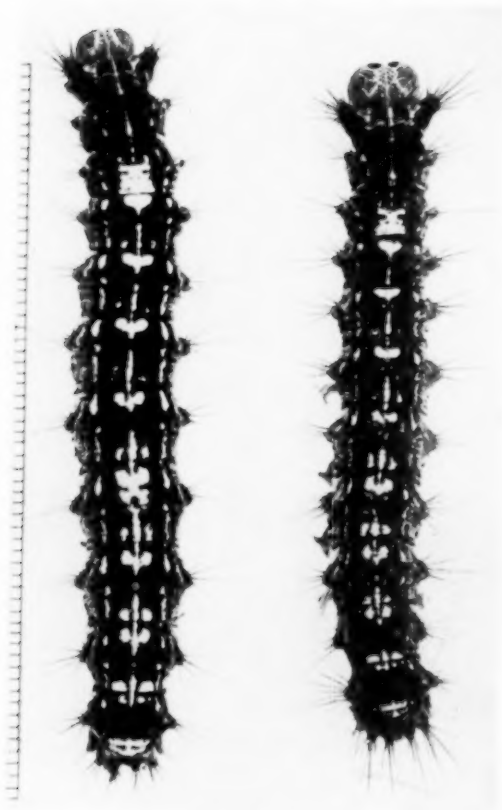


Abb. 117.

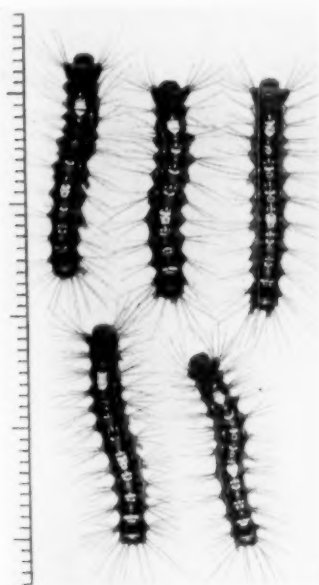


Abb. 118.

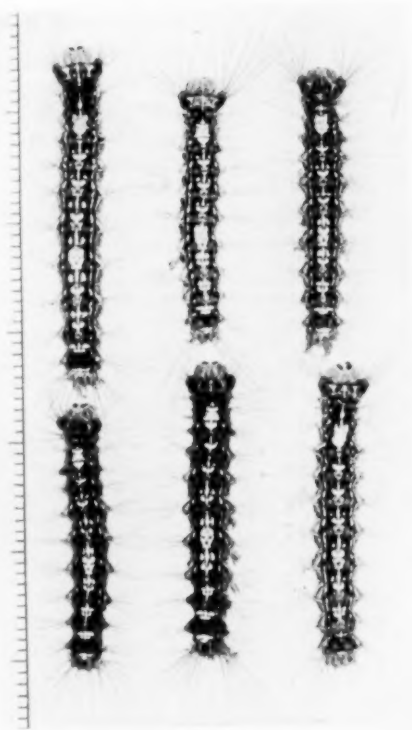


Abb. 119.



Abb. 120.

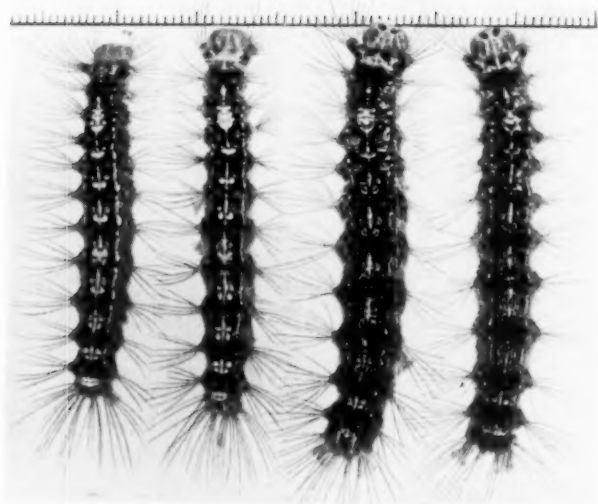


Abb. 121.

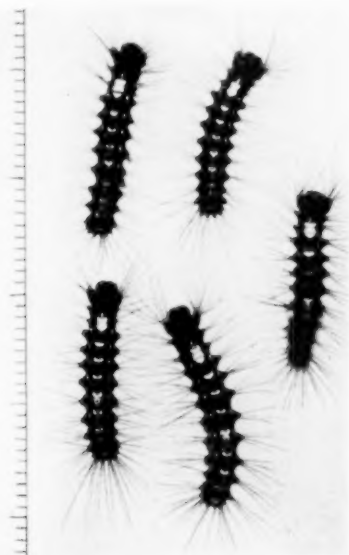


Abb. 122.

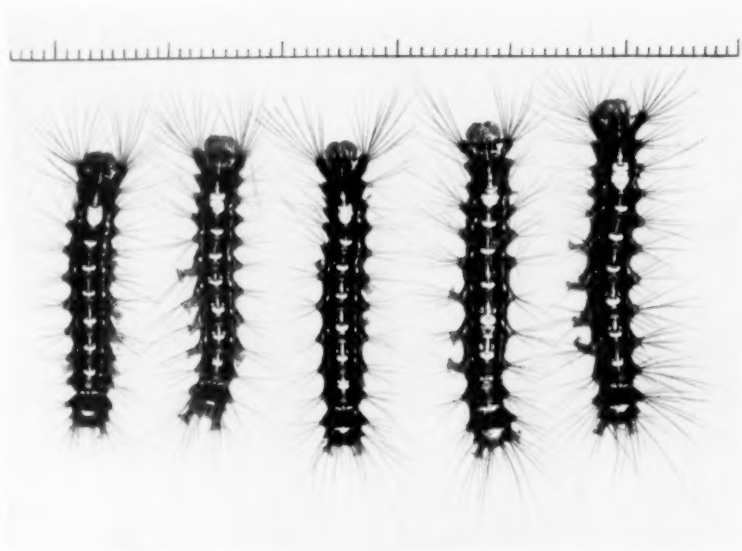


Abb. 123.

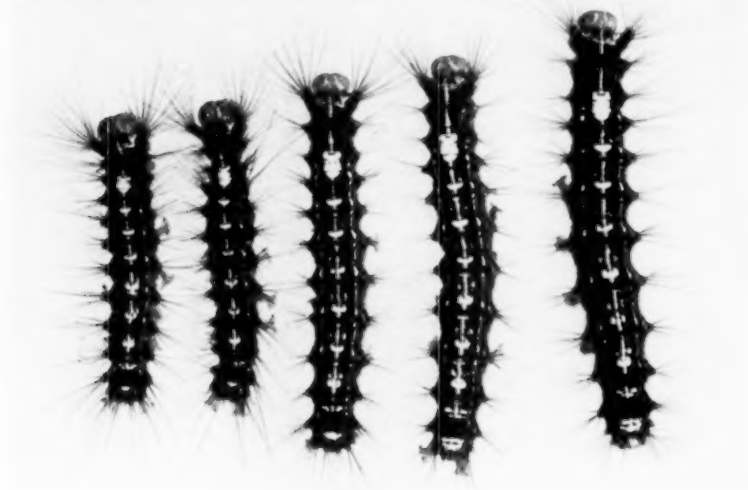


Abb. 121.



Abb. 125.

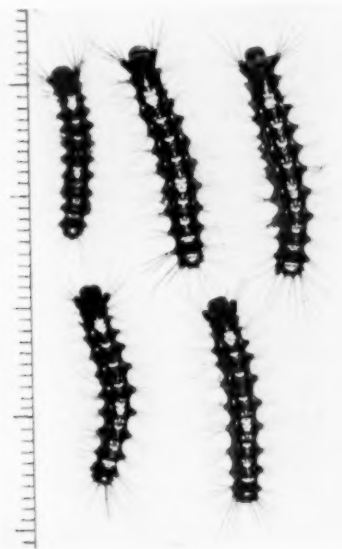


Abb. 126.

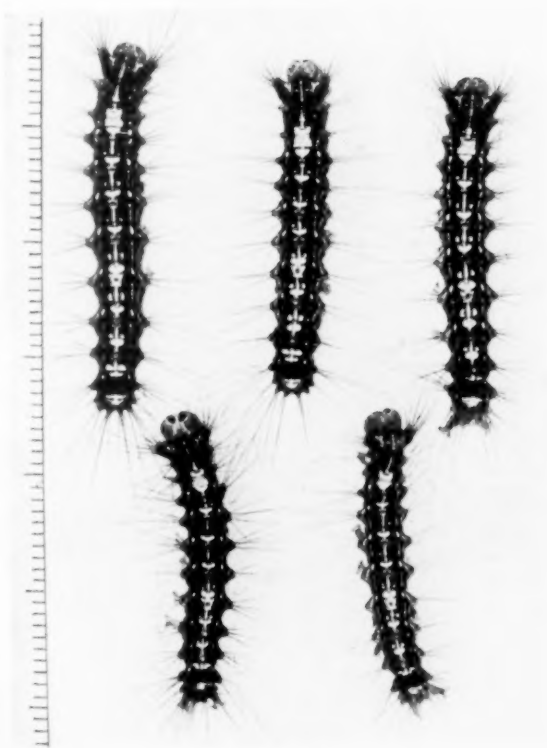


Abb. 127.

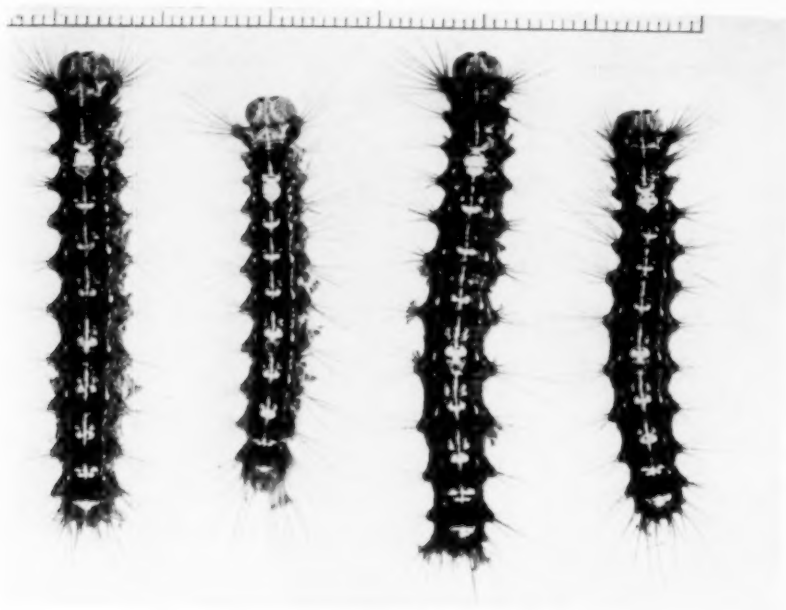


Abb. 128.

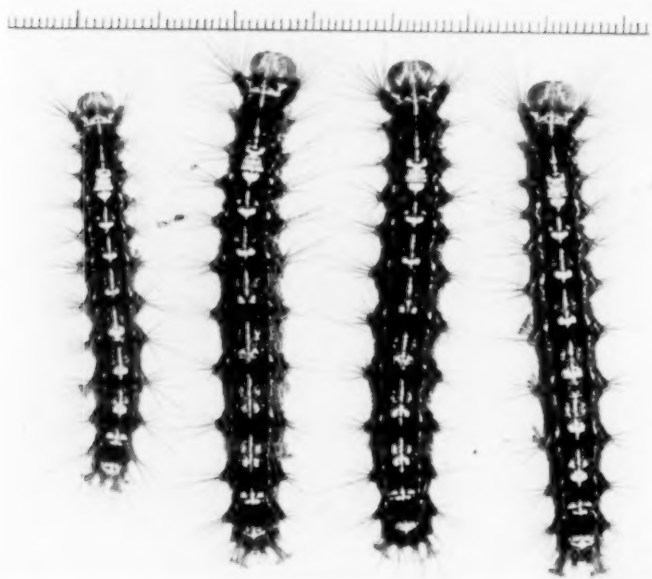


Abb. 129.

C. Kreuzungen der Rassen Ogi und Hokkaido.

Endlich seien noch der Vollständigkeit halber ein paar Daten über Kreuzungen von zwei japanischen Rassen, die beide zuerst hell, dann dunkel sind, mitgeteilt. Irgendeine Analyse ist angesichts der transgredierenden Variabilität nicht möglich. Doch sei wenigstens darauf hingewiesen, daß F_1 wieder matroclin ist, daß in F_2 die Variabilität, die von F_1 noch nach der 2. Häutung übertrifft, ferner daß die Rückkreuzung $H \times (H \times O)$ die bei einfacher Mendelspaltung den reinen Hokkaidotyp liefern sollte tatsächlich am hellsten von allen F_2 nach der 2. Häutung ist und nach der 4. Häutung dunkler als die anderen Rückkreuzungen. Es besteht also wenigstens der Verdacht eines einfach mendelnden Verhaltens. Die folgenden Tabellen geben die Resultate:

1. F_1 Hokkaido \times Ogi.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|--|-----|-----|-----|-----|------|------|------|------|------|---|
| Nach der 2. Häutung: | | | | | | | | | | |
| $H \times O$ VA 45, 1915 . . . | — | — | — | — | — | — | — | 36,8 | 63,2 | — |
| $O \times H$ VA 46, 1915 . . . | — | — | — | — | — | — | 30,5 | 53,3 | 16,2 | — |
| Nach der 3. Häutung { $H \times O$. . . | — | — | — | — | — | — | 5,1 | 78 | 16,9 | — |
| { $O \times H$. . . | — | — | — | — | — | 0,9 | 45,8 | 51,9 | 1,4 | — |
| Nach der 4. Häutung { $H \times O$. . . | — | 2,3 | 4,5 | 6,8 | 27,3 | 29,5 | 20,5 | 9,1 | — | — |
| { $O \times H$. . . | 0,6 | 0,7 | 0,7 | 1,4 | 5,6 | 49,3 | 39,6 | 2,1 | — | — |

2. F_2 und Rückkreuzung Hokkaido \times Ogi.

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|---|-----|-----|-----|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Nach der 2. Häutung: | | | | | | | | | | |
| $(O \times H)^2$ WA 52, 1916 . . . | — | — | — | — | 9,1 | 5,5 | 30,9 | 47,3 | 7,2 | — |
| $(O \times H) (H \times O)$ WA 53, 1916 . . . | — | — | — | — | — | 1,5 | 29,9 | 40,3 | 18 | 10,3 |
| $O \times (H \times O)$ WB 10, 1916 . . . | — | — | — | — | — | — | — | — | 33,93 | 66,07 |
| $O \times (H \times O)$ WB 18, 1916 . . . | — | — | — | — | — | — | — | — | 53,6 | 46,4 |
| $H \times (H \times O)$ WB 25, 1916 . . . | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 100 |
| Nach der 3. Häutung { $(O \times H)^2$. . . | — | — | — | 5,7 | 22,8 | 31,4 | 22,9 | 14,3 | 2,9 | — |
| { $(O \times H) (H \times O)$. . . | — | — | — | — | 14,3 | 31 | 47,6 | 7,1 | — | — |
| { $O \times (H \times O)$. . . | — | — | — | — | — | — | — | 3,92 | 29,41 | 66,67 |
| { $O \times (H \times O)$. . . | — | — | — | — | — | — | — | — | 38,21 | 61,79 |
| { $H \times (H \times O)$. . . | — | — | — | — | — | — | — | — | 6,67 | 93,33 |
| Nach der 4. Häutung { $(O \times H)^2$. . . | 6,5 | 9,6 | 9,7 | 25,8 | 9,7 | 38,7 | — | — | — | — |
| { $(O \times H) (H \times O)$. . . | — | — | — | 7,7 | 23,1 | 26,9 | 6,7 | 34,6 | — | — |
| { $O \times (H \times O)$. . . | — | — | — | 4,34 | 10,87 | 39,13 | 23,91 | 19,57 | 2,17 | — |
| { $O \times (H \times O)$. . . | — | — | — | — | 6,19 | 12,39 | 13,27 | 20,36 | 30,97 | 16,81 |
| { $H \times (H \times O)$. . . | — | — | 3,7 | 3,7 | 18,52 | 33,33 | 22,22 | 14,82 | 3,70 | — |

4. Analyse.

Es ist nunmehr unsere Aufgabe, eine Erklärung für die von den einfachen Mendelverhältnissen abweichenden Tatsachen zu finden. Wir könnten uns dabei, wie das heute vielfach üblich ist, damit begnügen, festzustellen, daß helle und dunkle Raupenzeichnung auf der Anwesenheit eines mendelnden Merkmalpaares beruhen, daß die verschiedenen Typen von Helligkeit ein System multipler Allelomorphe bilden, daß bei den Bastarden ein Dominanzwechsel von hell nach dunkel stattfindet und daß alle weiteren Abweichungen vom einfach-mendelnden Verhalten auf der Anwesenheit von »Modifikationsfaktoren« beruhen. Wir können uns aber von einer solchen Lösung nicht befriedigt fühlen und wollen deshalb versuchen, ob die Analyse der Tatsachen uns nicht einen Schritt über die einfach-mendelistische Formulierung hinausführt.

A. Der Faktor A, entwicklungsphysiologisch betrachtet.

Das, was unseren Fall von den meisten mendelistischen Untersuchungen unterschied, war, daß wir die Erbcharaktere in ihrem Verhalten während der Entwicklung des Individuums verfolgten. Dies zwingt uns, bei der Analyse nicht die sonst übliche Beziehung zwischen dem verursachenden Gen und dem fertigen Außencharakter ins Auge zu fassen, sondern die Beziehung zwischen dem Gen und der ganzen untersuchten Entwicklungsfolge des Außencharakters. Da dieser Charakter nun ein quantitativ bestimmter Helligkeitsgrad eines Zeichnungsmusters ist, gemessen in den von uns angenommenen Helligkeitsklassen, und da dieser Helligkeitsgrad sich im Laufe der Entwicklung verändert, so müssen wir dem Gen nicht einen bestimmten phänotypischen Zustand als Wirkung zuordnen, sondern eine Serie entwicklungsgeschichtlicher Zustände, d. h. eine Kurve. Die in dieser Untersuchung vorkommenden Gene A und a usw. *sind also als Gene zu bezeichnen, die eine in einer bestimmten Kurve ablaufende Entwicklung bestimmter Zeichnungselemente bedingen.* Wenn wir nun für diesen allgemeinen Satz eine konkrete Form finden wollen, so müssen wir von folgenden Tatsachen ausgehen:

1. Die verschiedenen Rassen lassen sich zunächst in drei Gruppen bringen: a) Raupen von der I. Häutung an dauernd dunkel. b) Raupen von der ersten Häutung an dauernd hell. c) Raupen in jungen Stadien hell, später dunkel.

2. Betrachtet man aber die verschiedenen Rassen näher unter diesem Gesichtspunkte, so zeigt sich, daß diese drei Gruppen durch alle Übergänge kontinuierlich ineinander übergehen. Da haben wir unsere ursprüngliche Rasse Kumamoto, die durch alle Häutungen hindurch hell bleibt. Bei der Rasse Kumamoto A aber verdunkeln sich nach

der 4. Häutung schon einige Individuen. Bei der Rasse *japonica* X betrifft die Verdunkelung einen größeren Teil der Individuen. Dann folgt die Rasse Ogi, die sich im Laufe der Entwicklung mäßig verdunkelt, dann die Rasse Gifu, die sich schneller verdunkelt. Dann folgt die Rasse Aomori, die von Anfang an dunkler ist und sich dann noch schneller verdunkelt. An sie schließen sich die mittelhellen deutschen Plusformen (Schneidemühl, Delitzsch, Berlin plus) an, die sich sehr schnell verdunkeln und endlich folgen die dauernd dunkeln; aber auch unter ihnen gibt es schwer statistisch zu erfassende Grade von Dunkelheit; etwa von hell nach dunkel die Reihenfolge Fiume, Berlin, Massachusetts.

Diese wichtigen Tatsachen müssen wir uns nun zunächst vor Augen führen, indem wir für den Zustand des Zeichnungsmusters im Laufe der Entwicklung auf Grund der früher gegebenen Einzeldaten Mittelwertskurven konstruieren. Zuvor aber noch ein Wort über die beträchtliche individuelle Variation im Verdunkelungsvorgang.

Um die scheinbare Unregelmäßigkeit zu verstehen, muß man sich über folgendes klar werden. Die Veränderungen an den Raupen werden ja stets erst sichtbar, wenn eine Häutung stattfindet, wenn auch kleine Änderungen des Aussehens durch die Ausdehnung der Haut zwischen zwei Häutungen bedingt werden. Wenn wir uns nun vorstellen, daß die Einengung der hellen Zeichnung durch vordringendes dunkles Pigment ein mit bestimmter Geschwindigkeit verlaufender Vorgang ist, so könnten wir etwa sagen, daß nach n Tagen ein Stadium des Vorganges erreicht ist, das zu einer starken Verdunkelung führt. Findet nunmehr eine Häutung statt, so kann die Verdunkelung in Erscheinung treten. Findet aber die Häutung nur ein wenig früher statt, so ist die Verdunkelungsreaktion noch nicht so weit fortgeschritten um wirken zu können und die Verdunkelung fällt aus. Dadurch, daß große Veränderungen nur bei einer Häutung stattfinden, ist also die Möglichkeit gegeben, daß ganz geringe zeitliche Fluktuationen solche große Differenzen wie Verdunkelung — nicht Verdunkelung bedingen.

Wir berechnen uns nun aus der Gesamtheit der früher gegebenen Einzeldaten die Klassenmittel für die verschiedenen Rassen und erhalten dabei die folgenden Werte (Tabelle S. 244).

Hieraus können wir die Kurven in Textabb. 130 konstruieren. Wenn wir die von allen anderen abweichende Rasse Hokkaido weglassen und uns der großen Fehlerquellen bewußt bleiben, die den Mittelwertberechnungen anhaften, so sehen wir, daß eine Serie von Kurven vorliegen, die die beiden Extreme — dunkel und dauernd hell — verbinden.

3. Die Endglieder dieser Serie erscheinen uns zwar als gerade Linien. Die Tatsache aber, daß z. B. in der rein hellen Kumamotorasse gelegent-

M Nach der Häutung:

| Rasse | 2. | 3. | 4. | 5. |
|------------------------------------|------|------|------|-----|
| Gifu | 8,2 | 7,6 | 5,5 | 1,8 |
| Gifu A | 7,1 | 6,4 | 5,6 | 3,9 |
| Ogi | 8 | 7,7 | 6,5 | 4,4 |
| Aomori (AA) | 6,4 | 5,7 | 4,3 | 2,1 |
| Hokkaido | 8,7 | 8,1 | 3,2 | 1,6 |
| Hokkaido A ¹⁾ | 8,8 | 8,5 | 7,5 | 4,9 |
| Japonica X | 7,4 | 7,1 | 6,7 | 6 |
| Berlin aa | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Fiume | 1,27 | 1,19 | 1,02 | — |
| Schneidemühl plus | 5,1 | 3,8 | 2 | 1,1 |
| Kumamoto | 9 | 9 | 9 | 9 |
| Kumamoto A ¹⁾ | 8,1 | 8 | 7,7 | 7,3 |

¹⁾ 1919 frisch importiert.

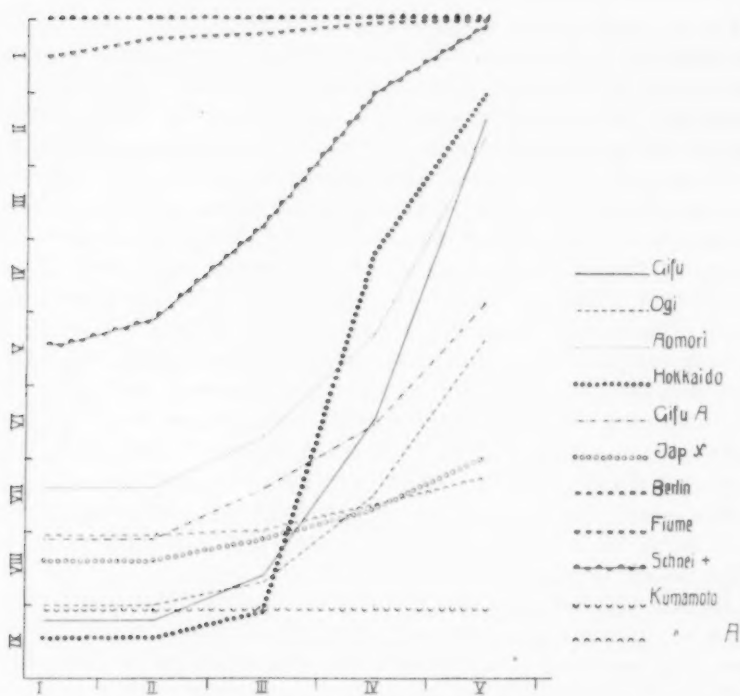


Abb. 130.

lich eine Zucht in späten Stadien eine Anzahl verdunkelnder Individuen aufweist (z. B. XB 5. 1917), deutet darauf hin, daß hier in Wirklichkeit eine sehr flach ansteigende Kurve vorliegt.

4. Wir berücksichtigten bei Aufnahme der Kurven nur die Individuen nach der 1. Häutung. Ein genaueres Studium der Räumchen vor der 1. Häutung, besonders kurz vor diesem Zeitpunkte, zeigt aber, daß auch bei den dunkeln Rassen alle hellen Zeichnungselemente sichtbar sind, wenn auch nicht klar ausgeprägt, wie z. B. in Abb. 2 Taf. I zu sehen ist.

5. Wenn bei Raupen von verdunkelnden Rassen eine Häutung mehr auftritt, z. B. fünf Häutungen bei ♀ neben vier Häutungen bei ♂, oder gelegentlich als pathologischer Fall eine 6. Häutung (Rasse Gifu 1917), dann schreitet stets die Verdunkelung weiter fort, wie zahllose Beispiele der Einzelindividuen in den Tabellen des Anhangs zeigen.

6. Bei den Kreuzungen des Ausgangsversuches wie bei denen zwischen Berlin und Kumamoto zeigte es sich, daß in bestimmten Kombinationen die reinen Rezessiven aa, die von Anfang an dunkel sein sollten, zunächst noch heller waren und erst im Laufe der Entwicklung in ihre richtige Klasse kamen. Es ist also möglich, daß bei gleicher Konstitution in bezug auf den Faktor A, je nach dem Verhalten anderer später zu analysierender Beziehungen, die Individuen von Anfang an oder erst später dunkel erscheinen. Genau das Analoge gilt für die reinen Dominanten AA, die je nach der Art der Kreuzung heller oder weniger hell sind und hell bleiben oder langsam verdunkeln.

7. F₁-Bastarde Aa aus dauernd dunklen und dauernd hellen Rassen sind zunächst ziemlich hell, also hell ist fast dominant, im Laufe der Entwicklung tritt aber ein Dominanzwechsel ein und die Heterozygoten werden dunkel. Die Heterozygoten verhalten sich also in diesem Falle genau wie die reinen Rassen, die im Laufe der Entwicklung sich verdunkeln.

8. Die unter 6. genannten Kreuzungsversuche zeigen, wie später noch genauer analysiert werden wird, daß das Maß der Dominanz und des Dominanzwechsels für Aa Individuen in den verschiedenen Kreuzungskombinationen verschieden ist, und zwar wird auch hier beobachtet, daß ein bestimmter Zustand in einem Falle früher, im andern später in der Entwicklung erreicht wird. Der Verdunkelungsvorgang ist also ein mit bestimmter Geschwindigkeit fortschreitender Vorgang, dessen Maß außer von den A und a-Faktoren noch von anderen Bedingungen abhängig ist.

*Wenn wir nun versuchen, diese Tatsachen zu einem einheitlichen Bild zu koordinieren, ein Bild, das auch zu der weiteren Analyse paßt, so kommen wir zu folgender Vorstellung: Die helle Fleckenzeichnung, wie sie so deutlich bei den hellen japanischen Rassen ausgeprägt ist, ist ein Erbseits der Gesamtart *Lymantria dispar*, kommt also den dunkeln Rassen genetisch genau so gut zu wie den hellen. Zu dieser gemeinsamen genetischen Grundlage kommt nun bei allen Rassen ein Pigmentierungsfaktor A*

hinzu, der es bedingt, daß mit einer bestimmten Geschwindigkeit fortschreitend ein Pigment im Laufe der Entwicklung auftritt, das in das helle Muster in typischer Weise eindringt, es einengt oder, wie wir bisher ganz allgemein sagten, es verdunkelt. Bei den dauernd hellen Rassen bedingt nun dieser Faktor A eine so langsam fortschreitende Reaktion, daß normalerweise eine Einengung der Zeichnung während der Entwicklung nicht erfolgt und nur gelegentlich angedeutet wird. Bei den dauernd

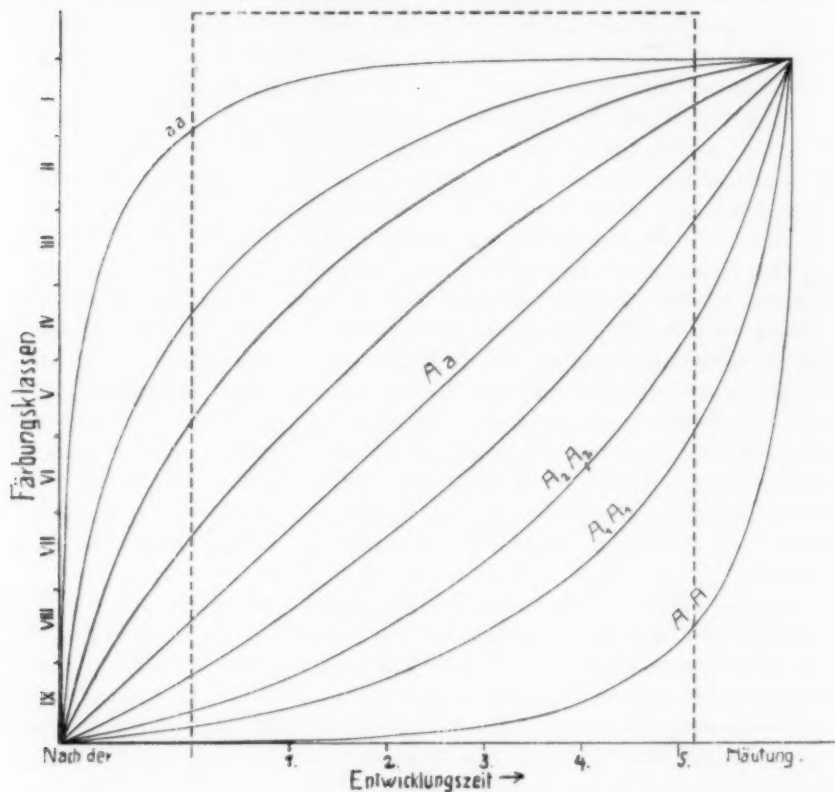


Abb. 131.

dunkeln Rassen bedingt das Allelomorph a umgekehrt eine so schnelle Reaktion, also Einengung der hellen Zeichnung, daß sie normalerweise bereits mit der 1. Häutung verschwunden ist. Bei Rassen, die zuerst hell dann dunkel sind, findet sich ein Allelomorph A_1 bzw. A_2 , A_3 usw., das eine Pigmentierungsreaktion bedingt, die mit solcher Geschwindigkeit fortschreitet, wie es die aktuellen Kurven dieser Rasse in Textabb. 130 zeigen. Wenn nun Bastarde zwischen A und a eine intermediäre Geschwindigkeit des Vorganges haben, so muß eine ebensolche Kurve zu-

stände kommen wie bei erst hellen, dann dunkeln Formen, also der sogenannte Dominanzwechsel.

Wir können somit die Wirkung dieser Serie von multipel-allelomorphen Faktoren im Laufe der Entwicklung in Form von Geschwindigkeitskurven für den Vorgang fortschreitender Pigmentierung (bei sonst identischer genotypischer Grundlage) darstellen. Diese Darstellung ist in Textabb. 131 gegeben. Auf der Abszisse haben wir die Entwicklungszeit, gekennzeichnet durch die Häutungsstadien, aufgetragen. (Wir sehen bei Ausführung der Kurve davon ab, daß Zeichnungsänderungen bei jeder neuen Häutung äußerlich sprunghaft auftreten müssen, wie dies im Wesen des Insektenwachstums liegt. Wir können ja annehmen, daß der Pigmentierungsvorgang zwischen den Häutungen bei der Bildung der neuen Haut fortschreitet.) Auf der Ordinate haben wir die Zeichnungsklassen mit der hellsten Klasse IX am Nullpunkt, da wir ja das Maß der fortschreitenden Verdunkelung darstellen wollen. Die Kurve von aa erreicht schon bei der 1. Häutung die Klasse I. Die Kurve für AA bleibt zunächst in Klasse IX und verschiebt sich dann langsam nach I hin, aber nicht mehr innerhalb der Entwicklungszeit (im Normalfall); die Kurve für Aa ist intermediär. Die zwischen diesen Hauptkurven liegenden Nebenkurven geben dann die Verhältnisse bei verschiedenen Rassen oder Bastarden wieder. Das punktierte Rechteck gibt den in den Versuchen tatsächlich betrachteten Lebensraum an. Mit seinem Inhalte vergleiche man die wirklichen Kurven von Textabb. 130. Die so gewonnene entwicklungsphysiologische Auffassung wird uns nun erlauben, die sonst unverständlichen Komplikationen zu analysieren.

B. Der multiple Allelomorphismus.

Wir haben bereits vorher gelegentlich erwähnt, daß die verschiedenen A- und a-Faktoren der analysierten Rassen ein System multipler Allelomorphe darstellen, da sich alle miteinander, soweit es sich feststellen läßt, wie ein Paar Allelomorphe verhalten. Auf diesen Punkt muß zunächst noch kurz eingegangen werden.

In einer vorläufigen Mitteilung¹⁾ hatte ich bereits 1918 einige der Daten, die sich auf dieses Problem beziehen, mitgeteilt und etwas ausführlicher das Problem in einer 1920 erschienenen Schrift besprochen. Hier standen allerdings andere genetische Probleme im Vordergrund, nämlich der Nachweis, daß multiple Allelomorphe verschiedene quantitative Zustände eines und desselben Gens darstellen. Dies wurde aus

¹⁾ A preliminary report on some genetic experiments concerning evolution. *Americ. Naturalist* Bd. 52. 1918. — Die quantitativen Grundlagen von Vererbung und Artbildung. Aufs. u. Vorträge üb. Entwicklungsmechanik d. Org. Nr. 24. Berlin, Julius Springer 1920.

dem Nachweis abgeleitet, daß die verschiedenen multiplen Allelomorphe mit in der Entwicklung verlaufenden Reaktionen von verschiedener Geschwindigkeit verknüpft sind. Ein Teil des in dieser Arbeit ausführlicher mitgeteilten Materials wurde dort vorgelegt, um diese Schlüsse zu beweisen und wir brauchen den dort ausgeführten Gedankengang nicht nochmals hier zu wiederholen. Da wir aber für die Diskussion unserer von einer einfachen typischen Mendelvererbung abweichenden Resultate die Tatsache nicht außer acht lassen dürfen, daß alles sich im Rahmen eines multiplen Allelomorphismus abspielt, so seien die Haupttatsachen kurz hier zusammengestellt. Für die folgenden Bastardkombinationen unserer Rassen ist festgestellt, daß in F_2 eine einfache Mendelspaltung $3 : 1 = AA : 2 Aa : aa$ stattfindet.

Rassen: Schneidemühl \times Schneidemühl plus,
 Schneidemühl \times Kumamoto,
 Schneidemühl plus \times Kumamoto,
 Schneidemühl \times Ogi,
 Schneidemühl plus \times Ogi,
 Schneidemühl \times Hokkaido,
 Schneidemühl plus \times Hokkaido,
 Schneidemühl \times Kumamoto,
 Schneidemühl \times Kyoto,
 Schneidemühl \times Fukuoka,
 Schneidemühl \times Aomori,
 Schneidemühl plus \times Aomori minus,
 Aomori \times Aomori minus,
 Aomori \times Massachusetts,
 Aomori \times Stuttgart,
 Aomori \times Fiume,
 Massachusetts \times Hokkaido,
 Massachusetts \times Gifu,
 Massachusetts \times Ogi,
 Delitzsch \times Delitzsch plus,
 Berlin \times Kumamoto,
 Berlin \times Ogi,
 Berlin \times Gifu,
 Berlin plus \times Gifu,
 Berlin \times Berlin plus,
 Fiume \times Kumamoto,
 Fiume \times Gifu,
 Kumamoto \times Hokkaido (wahrscheinlich),
 Kumamoto \times Gifu (wahrscheinlich),
 Kumamoto \times Ogi (wahrscheinlich),
 Ogi \times Hokkaido (wahrscheinlich).

Die typisch verschiedenen Helligkeitsfaktoren A der hellen Rassen Kumamoto, Ogi, Hokkaido, Kyoto, Fukuoka, Aomori, Gifu, Berlin plus, Schneidemühl plus, Delitzsch plus und die Faktoren a der dunklen Rassen soweit sie verschieden sind, also Berlin, Schneidemühl, Delitzsch, Stuttgart, Massachusetts, Aomori minus, bilden wohl sicher ein System multipler Allelomorphe, in dem jedes Glied dem andern allelomorph ist. Niemals wurde irgendeine Andeutung einer Spaltung mit mehr als einem Faktor erhalten, was sonst sicher bei irgendeiner der vielen Kombinationen hätte vorkommen müssen.

Als besonders beweiskräftig in dieser Richtung müssen jene Kombinationen gelten, bei denen Heterozygoten zwischen a und A_s (z. B. Schneidemühl und Schneidemühl plus) mit einer japanischen Rasse weiter gekreuzt wurden. Wären a, A_s und A keine multiplen Allelomorphe, so hätten die Erwartungen für Dihybridismus erfüllt werden müssen; tatsächlich erschien aber die Spaltung, wie früher angegeben, nach monohybridem Schema.

Es war nun für das Verhalten der reinen Rassen charakteristisch, daß einige Rassen wie Kumamoto Raupen hatten, die durch alle Häutungsstadien helle Zeichnung unverändert aufwiesen. Andere Rassen, wie die von Hokkaido, haben Raupen, die in jungen Stadien hell sind, in späteren Stadien dunkel werden. Bastarde zwischen dauernd hellen und dunkeln Rassen sind zuerst hell, dann dunkel. Es besteht nun die Möglichkeit, daß der Verdunkelungsvorgang in späteren Raupenstadien auf der Anwesenheit eines oder mehrerer besonderer Verdunkelungsfaktoren beruhe. Wenn wir aber die in den früher beschriebenen Tabellen und Kurven der F_2 -Zuchten niedergelegten Tatsachen betrachten, so finden wir keinen Anhaltspunkt für eine solche Annahme. Wir kommen nicht um die Interpretation herum, daß es die verschiedenen multipl-allelomorphen Zustände des Faktors A sind, die es bedingen, daß eine primäre helle Zeichnung sich ganz langsam verdunkelt (dauernd helle Rasse), schneller verdunkelt (die Rassen, die allmählich sich pigmentieren) oder sehr schnell verdunkelt (die Rassen, die von Anfang an dunkel erscheinen). Aus dieser Interpretation und der Tatsache, daß sich Bastarde zwischen dem ersteren und letzterem Typus wie der mittlere verhalten, haben wir ja in der erwähnten Arbeit einen Beweis dafür abgeleitet, daß multiple Allelomorphe verschiedene quantitative Zustände eines und desselben Gens sind; jedes von ihnen katalysiert eine Reaktion, deren Geschwindigkeit der Quantität des Gens proportional ist. Im vorliegenden Falle ist die fragliche Reaktion die Produktion des Pigments, das allmählich die Grundzeichnung verdrängt. Dies ist also die genetische und entwicklungsphysiologische Situation, in deren Rahmen die besonderen Vererbungsvorgänge sich abspielen, die wir hier zu diskutieren haben.

| Kreuzung | Selektion | | Resultat | | |
|---|-------------|----------|----------|-------------|---|
| | nach Häutg. | Klasse | nur ♂ | nur ♀ und ♂ | |
| 1. Schneidemühl heteroz. | 2 | VIIA | | | + |
| 3. Hokkaido rein | 4 | VI | | | + |
| 4. Aomori heteroz. | 4 | I | | | + |
| 4a. » | 4 | I | | | + |
| 2. Ogi rein | 2 | VI | | | + |
| 6. Gifu rein | 4 | VII | | | + |
| 27. (Kyo. × Schneid.) (Schneid. × Kyo.) | 4 | VII | | | + |
| 24b. (Schneid. × Kyo.) ² | 4 | I | | | + |
| 20b. (Schneid. × Kum.) ² | 4 | III | | | + |
| 20b. » × » | 4 | VIII | | + (4) | |
| 23. (Kum. × Schneid.) (Schneid. × Kum.) | 4 | VIII | | | + |
| 21. (Kum. × Schneid.) ² | 4 | VII/VIII | + (3) | | |
| 12. (Schneid. × Kum.) ² | 2 | I | + (3) | | |
| 11. (Fuk. × Schneid.) (Schneid. × Fuk.) | 3 | VII | | | + |
| 8. Schneid. × Fuk.) ² | 2 | VII/VIII | | | + |
| 8. » × » | 2 | IX | | + (2) | |
| 64. Schneid. (Schneid. × Ogi) | 2 | I | | | + |
| 45. (Gifu × Aomori) ² | 2 | VIII | | | + |
| 45. » × » | 2 | VII | | | + |
| 45. » × » | 2 | V/VI | | | + |

wohl kaum über eine solche allgemein gehaltene Behauptung heraus, denn ich kann mir nicht vorstellen, wie die Einzelheiten der Versuche so zu erklären wären. Trotzdem wurde auch auf diese Möglichkeit geachtet. Im Anhange finden sich ja zahlreiche Tabellen, die für einzelne Individuen von reinen Rassen und Bastarden Färbungsklassen und Geschlecht enthalten. Es ist mir nicht gelungen, darin irgendeine Regel zu finden, die auf Geschlechtsgebundenheit deutet. Einige weitere derartige Versuche, bei denen eine Anzahl Individuen der verschiedenen Färbungsklassen isoliert und dann das Geschlecht festgestellt wurde, zeigten stets, daß die Geschlechter darin nach Zufall verteilt waren. Eine solche Serie aus dem Jahre 1916 gibt die Tabelle auf der vorhergehenden Seite.

Wir glauben also geschlechtsgebundene Faktoren ausschließen zu dürfen.

D. Der »Modifikationsfaktor« T.

Wenn wir die in der Einzeldarstellung gegebenen Tabellen und Kurven überblicken, so fällt zunächst auf, daß wir zwei Typen von Spaltungen finden. Der eine Typ findet sich, wo die Rasse Fiume als dunkle Form in die Kreuzung eingeht, und zwar haben wir hier eine einfache Mendelspaltung mit wenig Fluktuation der Heterozygoten und ausgesprochener Dominanz. Dementsprechend sind, wie Textabb. 83 S. 192 zeigte, die Kurvengipfel für die Rezessiven und die dominant-heterozygoten weit getrennt. Der andere Typus wird durch den Ausgangsversuch und die Kreuzungen mit der Rasse Berlin repräsentiert. Hier findet sich ein mehr intermediäres Verhalten der Heterozygoten mit starker Fluktuation und dementsprechend eine kompliziertere Spaltungskurve mit weniger scharfer Trennung der Gipfel (s. z. B. Textabb. 69 S. 174). Wir sehen dabei zunächst von den Besonderheiten ab, die in der Verschiedenheit reziproker Kreuzungen gelegen sind. Der erste Gedanke ist nun natürlich, daß die dunkeln Rassen Berlin und Rheinland noch einen oder mehrere Modifikationsfaktoren besitzen müssen, der der dunkeln Rasse Fiume fehlt, der sich nun mit dem Faktor A rekombiniert und dadurch die größere Fluktuation bedingt. Eine solche Annahme würde wohl vom engsten mendelistischen Standpunkte aus völlig genügen, um die Tatsachen zu erklären. Sie erschien uns aber so lange unbefriedigend als wir keine Möglichkeit sahen, damit eine bestimmte entwicklungsphysiologische Vorstellung zu verknüpfen, die mit den über die Wirkung des Faktors A gewonnenen Vorstellungen harmonierte. Eine solche Möglichkeit bot sich nun, als wir die später zu besprechenden Wachstumskurven der verschiedenen Rassen analysierten. Dabei zeigte es sich, daß im allgemeinen die hellen (mit Ausnahme von Hokkaido) Rassen durch längere Entwicklungszeit und mehr Häutungen charakterisiert sind, die dunkleren aber durch kürzere Ent-

wicklungszeit und weniger Häutungen. Nur die dunkle Rasse Fiume macht eine Ausnahme, indem sie in diesen Eigenschaften der hellen Rasse Kumamoto sehr nahe steht. Es erscheint somit denkbar, daß die dunkeln Rassen Erbfaktoren für schnelle Entwicklung besitzen, die den hellen Rassen fehlen und die ebenso der Rasse Fiume fehlen. Bei der Kreuzung von Kumamoto und Berlin würde es also außer der Spaltung von A und a noch eine Rekombination mit dem oder den Faktoren für die Entwicklungsgeschwindigkeit kommen, die wir als den Faktor T symbolisieren wollen. Was wäre nun die Konsequenz daraus?

Wir waren früher zum Schluß gekommen, daß die verschiedenen hellen, dunkeln oder von hell nach dunkel wechselnden Zeichnungs-

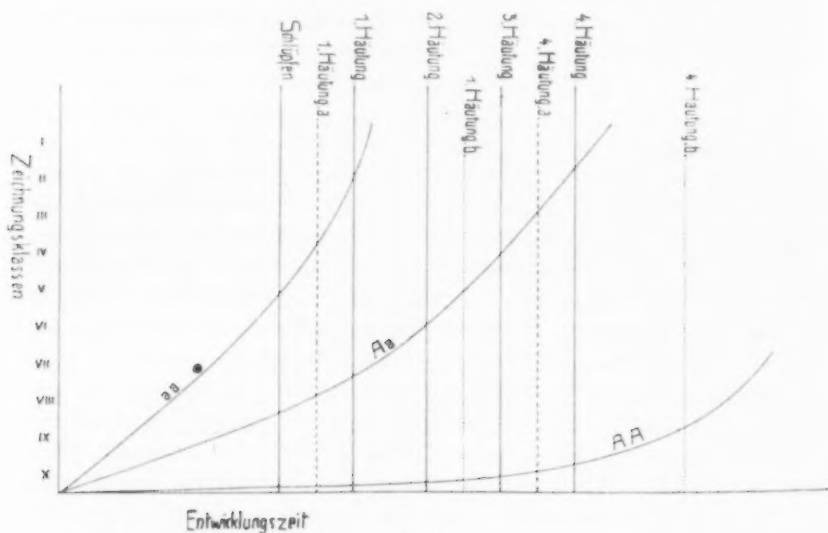


Abb. 132.

muster durch eine Serie multipler Allelomorphe eines Verdunkelungsfaktors hervorgerufen sind. Im einzelnen stellten wir uns diese Faktoren als verschiedene Quantitäten der Substanz eines Gens vor; die eine bestimmte Reaktion, also die Verdunkelung des hellen Artmusters mit einer ihrer Quantität proportionalen Geschwindigkeit katalysierten. Wir könnten uns also den Verlauf des entwicklungsgeschichtlichen Vorganges für eine helle, für eine dunkle Rasse und für ihren Bastard in den folgenden Kurven darstellen (Textabb. 132): Auf der Ordinate sind die zehn Klassen des Zeichnungsmusters aufgetragen, auf der Abszisse die Entwicklungszeit. Die ausgezogenen Ordinaten geben die Zeit des Ausschlüpfens der Räumchen und der vier Häutungen bei Annahme einer bestimmten Entwicklungsgeschwindigkeit wieder. Die

dunkle Rasse aa zeigt dann die rasch ansteigende Pigmentierungskurve, die bereits bei der 1. Häutung in Klasse I geführt hat; die helle Rasse AA zeigt die langsam ansteigende Pigmentierungskurve, die noch nach der 4. Häutung sich in Klasse VIII befindet. Die Heterozygoten Aa zeigen aber die intermediäre Kurve, die nach der 1. Häutung in Klasse VII, nach der 4. sich in Klasse I befindet. Wenn wir nun annehmen, daß bei gleichbleibendem Kurvenverlauf die Entwicklungsgeschwindigkeit sich ändere, so könnten die Häutungen früher fallen, wie die gestrichelten Ordinaten zeigen. In diesem Falle wäre die aa-Kurve nach der 1. Häutung in Klasse III statt I. Die Aa-Kurve in Klasse VIII statt VII. Oder die Entwicklungsgeschwindigkeit könnte eine geringere sein und die Häutungen fielen wie die punktierten Ordinaten andeuten. Dann wäre die Aa-Kurve bereits in Klasse V statt VII nach der 1. Häutung und die Aa-Kurve nach der 4. Häutung in Klasse VIII statt X.

Dies Schema zeigt uns also wie in der Tat die Rekombination mit einem die Entwicklungsgeschwindigkeit bedingenden Faktor die Färbungstypen der Individuen bei gleicher genetischer Konstitution in bezug auf den Faktor A verschieben könnte. Suchen wir uns das nun für den konkreten Fall klar zu machen, indem wir annehmen, daß die dunkle Rasse einen Faktor T mitbringt, der schnelle Entwicklung bedingt, der der hellen Rasse fehlt (t) und der sich nun im Bastard mit A und a rekombiniert. Das obige Kurvenschema zeigt nun, daß bei größerer Entwicklungsgeschwindigkeit die AA-, Aa- und aa-Tiere heller, bei geringerer Entwicklungsgeschwindigkeit dunkler werden. Nehmen wir, um die Konsequenzen klar zu machen, an, daß der heterocygote Zustand Tt den Nullpunkt darstelle und daß TT-Individuen durch Verkürzung der Entwicklungszeit zwei Klassen heller, tt-Individuen durch Verlängerung der Entwicklungszeit im Mittel zwei Klassen dunkler werden als die Heterocygoten Tt. Wir können dann für die sämtlichen F₁, F₂- und Rückkreuzungen zwischen hellen und dunkeln Rassen die Rekombinationen zwischen den Allelomorphenpaaren Aa und Tt aufstellen, wie das in der folgenden Tabelle geschehen ist und nun berechnen, welchen Klassenmittelwert die AA-, Aa- und aa-Individuen je nach der Rekombination mit T und t haben müssen. F₁-Individuen haben Tt und finden sich daher auf dem Nullpunkt. Wenn wir das Beispiel nun nur für die Heterozygoten Aa durchführen und annehmen, der Nullpunkt (Aa Tt) läge in Klasse V, so erhielten wir in allen F₂-Kombinationen unter den Aa-Tieren $\frac{1}{4}$ TT-Klasse VII, $\frac{1}{2}$ Tt-Klasse V, $\frac{1}{4}$ tt-Klasse III, also im Mittel Klasse V wie bei den F₁-Tieren. Bei den vier Rückkreuzungen vom Typus AA \times Aa bekämen wir eine Rekombination mit tt-Klasse III und eine mit Tt-Klasse V. Der Mittelwert der Aa-Individuen wäre also Klasse IV, sie wären in diesen Kombinationen dunkler wie in den F₁- und F₂-

Rekombination mit Faktor T bei Kreuzung der Rassen Berlin und Kumamoto.

| | Kombinationen mit | | | Resultat, wenn T Geschwindigkeitsfaktor | Resultat, wenn T Regulationsfaktor |
|-------------------------------------|-------------------|------|------|--|---------------------------------------|
| | aa | 2 Aa | AA | | |
| 1. $B \times K$ | — | Tt | — | mittel | mittel |
| 2. $K \times B$ | — | Tt | — | | |
| 3. $(B \times K)^2$ | TT | TT | TT | | |
| | 2 Tt | 2 Tt | 2 Tt | | |
| | tt | tt | tt | | |
| | „ | „ | „ | | |
| 4. $(K \times B)^2$ | „ | „ | „ | dunkler | heller |
| 5. $(B \times K)(K \times B)$ | „ | „ | „ | | |
| 6. $(K \times B)(B \times K)$ | „ | „ | „ | | |
| 7. $K \times (K \times B)$ | — | Tt | Tt | | |
| | — | tt | tt | | |
| 8. $K \times (B \times K)$ | — | „ | „ | | |
| 9. $(K \times B) \times K$ | — | „ | „ | heller | dunkler |
| 10. $(B \times K) \times K$ | — | „ | „ | | |
| 11. $B \times (B \times K)$ | TT | TT | — | | |
| | Tt | Tt | — | | |
| 12. $B \times (K \times B)$ | „ | „ | — | | |
| 13. $(K \times B) \times B$ | „ | „ | — | | |
| 14. $(B \times K) \times B$ | „ | „ | — | | |

Zuchten. Bei den vier Rückkreuzungen vom Typus $aa \times Aa$ erhielten wir als Rekombination $\frac{1}{2}$ TT, also Klasse VII und $\frac{1}{2}$ Tt, also Klasse V, also im Mittel Klasse VI, die Aa-Individuen wären heller als in F_1 und F_2 . Dies wäre also die eine Möglichkeit der Einwirkung eines Faktors für Entwicklungsgeschwindigkeit auf die Färbungsklassen.

Es ist aber auch eine andere Möglichkeit denkbar. Wir haben schon früher (D. quantitativen Grundlagen a. a. O.) einmal ausgeführt, daß man das Wesen des Pigmentierungsvorganges doch wohl so auffassen muß, daß es der phänotypische Ausdruck eines physiologischen Vorganges ist, der wohl für das Individuum wichtiger ist als ein bloßes Farbenmuster. Wir können uns leicht vorstellen, daß es sich um einen Stoffwechselvorgang handelt, der nun wie alle lebenswichtigen Vorgänge mit der Entwicklungsgeschwindigkeit des Gesamtorganismus in Harmonie sein muß. Diese Harmonisierung, also die richtige Einstellung der Geschwindigkeit des Stoffwechselvorganges, der sich in der fortschreitenden Pigmentierung äußert, auf die allgemeine Entwicklungsgeschwindigkeit könnte durch einen besonderen Erbfaktor T bedingt sein, der (bei den dunkeln Rassen anwesend) die Geschwindigkeit des Pigmentierungsvorganges entsprechend der schnelleren Entwicklung beschleunigt, also die Kurve aa steiler macht. Sein Allelomorph t der hellen Rassen verlangsamt im Gegenteil den Pigmentierungsvorgang

der langsam entwickelnden hellen Rassen, macht also die Kurve AA flacher. Eine Rekombination von a und A mit einem derartig wirkenden regulierenden Faktor hätte aber dann einen anderen Effekt als bei der vorher abgeleiteten Möglichkeit. Wenn wir wieder den Zustand $Aa Tt$ als Nullpunkt annehmen, dann würde eine Rekombination mit TT die Kurve für Aa steiler machen, also eine Verdunkelung bedingen; die Rekombination mit tt würde die Kurve abflachen, also größere Helligkeit bedingen. Es ist wohl nicht nötig, dies wie im vorigen Falle mit einem Zahlenbeispiel durchzuführen. Man erkennt ja sofort, daß in diesem Falle die $AA \times Aa$ -Rückkreuzungen im Mittel heller sein müssen ($tt + Tt$) als die F_1 und F_2 ; dagegen die $aa \times Aa$ -Rückkreuzungen ($TT + Tt$) dunkler sein müssen, also das Umgekehrte wie bei der ersten Möglichkeit. In der Tabelle ist auch diese Möglichkeit angegeben.

Betrachten wir nun die Tatsachen. Wir berechnen die Klassennittel, der Aa -Individuen für die sämtlichen Kombinationen des Ausgangsversuches wie der Kreuzung Berlin \times Kumamoto und ordnen das Material wie in der vorhergehenden Tabelle; dann erhalten wir die folgende Tabelle:

| Kreuzung | Kombination | M der Aa -Individuen | | | | Erwartung | |
|----------|-----------------------------|---|-------------------------------------|-------------------|-------------------|------------|------------|
| | | Rheinl. \times Jap. X (1. Häutung) | Berl. \times Kum. (2. Häutung) | M D \times J | M B \times K | 1. Annahme | 2. Annahme |
| F_1 | $a \times A$ | 3,38 ¹⁾ | 8,45 ²⁾ | 3,83 | 7,73 | mittel | mittel |
| | $A \times a$ | 4,78 | 8,84 | | | | |
| | $(a \times A)^2$ | 4,44 | 7,6 | | | | |
| F_2 | $(a \times A)(A \times a)$ | 2,22 | 6,06 | 3,76 | 4,76 | heller | dunkler |
| | $(A \times a)(a \times A)$ | 2,50 | 7,61 | | | | |
| | $(A \times a)^2$ | 5,68 | 7,76 | | | | |
| Rezess. | $a \times (a \times A)$. . | 1,92 | 3,44 | 6,26 | 8,03 | dunkler | heller |
| Rück- | $(a \times A) \times a$. . | 2,44 | 3,86 | | | | |
| kreuzg. | $a \times (A \times a)$. . | 5,08 | 5,96 | | | | |
| | $(A \times a) \times a$. . | 5,60 | 5,79 | 6,26 | 8,03 | dunkler | heller |
| Domi- | $(a \times A) \times A$. . | 6,32 | 7,71 | | | | |
| nante | $A \times (a \times A)$. . | 5,98 | — | | | | |
| Rück- | $(A \times a) \times A$. . | 6,72 | 8,35 | 6,26 | 8,03 | dunkler | heller |
| kreuzg. | $A \times (A \times a)$. . | 6 | — | | | | |

¹⁾ Alte Klasseneinteilung.

²⁾ Neue Klasseneinteilung.

Betrachten wir diese Tabelle, so zeigt sie sogleich, daß in den Mittelwerten der Aa -Tiere tatsächlich die drei Kreuzungsgruppen voneinander verschieden sind, wie es die Annahme der Rekombination mit dem T-Faktor erfordert; zweitens, daß die Verschiebung des Helligkeitsgrades eine solche ist, wie es nach der zweiten Annahme, nämlich

des regulierenden Einflusses des Faktors T, zu erwarten ist. So könnten wir schließen, daß tatsächlich sich die dunkeln Rassen Rheinland und Berlin außer in A und a noch durch den Besitz eines Faktors TT von den hellen Rassen unterscheiden, der die Geschwindigkeit der Pigmentierungsreaktion mit der der Entwicklung harmonisiert. Dieser Faktor fehlte der Rasse Fiume.

Dieser Schluß ist aber nicht in jeder Beziehung befriedigend. Einmal sind die Werte doch in den verschiedenen Gruppen recht different. Sodann werden gewisse Einzelheiten der Kurven, wie die so oft beschriebene Matroklinie nicht berücksichtigt. So wollen wir zunächst eine andere Interpretation durchführen, die gerade von letzterer Erscheinung ausgeht.

E. Der mögliche Einfluß der plasmatischen Umgebung des Gens auf seine Wirkung.

Eine Erklärung der Tatsachen wäre auch möglich unter folgender Annahme:

Das Protoplasma, und zwar Ei- wie Spermaplasma, der verschiedenen Rassen ist mehr oder weniger voneinander verschieden. Ist die Verschiedenheit gering oder gar nicht vorhanden (z. B. Fiume und Kumamoto), so tritt eine gewöhnliche Mendelspaltung für die Faktoren A und a ein. *Ist die Verschiedenheit größer, so zieht das Protoplasma des befruchteten Eies den Phänotypus bei gleicher Faktorenkonstitution nach der Richtung seiner eigenen Rasse:* das Protoplasma der hellen Rassen zieht den Phänotypus sowohl für AA wie Aa und aa nach der rechten Seite der Kurve usw. Allgemeiner ausgedrückt: für den entstehenden Phänotypus ist es nicht gleichgültig, in welcher protoplasmatischen Umgebung die Gene ihre Tätigkeit entfalten. Stehen sich die Rassen protoplasmatisch nahe, so ist nichts oder wenig von einem Einfluß auf den Phänotypus nach Kreuzung zu bemerken. Sind sie aber protoplasmatisch verschieden, so ist der Phänotypus eine Funktion sowohl der Faktorenkonstitution wie auch der jeweiligen protoplasmatischen Konstitution, die in faktoriell identischen Kombinationen ja verschieden sein kann.

Wir wollen nun im einzelnen zusehen, wie sich aus den Tatsachen diese Interpretation ableiten ließe und analysieren zunächst die Daten des Ausgangsversuches. Hier fanden wir bereits in F₁ eine deutliche Matroklinie, wie Textabb. 2 zeigte und können schließen, daß sie der Ausdruck der Tatsache ist, daß in *dispar*-Protoplasma Aa weniger aufhellend wirkt als im *japonica*-Plasma: aber wenn wir an die Kurven für die Wirkung der Pigmentierungsfaktoren (Textabb. 130—132) denken, so können wir sagen, daß im *dispar*-Plasma die Kurven steiler, im *japonica*-Plasma aber flacher verlaufen. Wenn wir nun die Kurven

der F_2 -Resultate (Textabb. 3) betrachten, so fällt nicht nur eine Differenz in den reziproken Kreuzungen, sondern auch ein völlig abweichendes Verhalten in den doppelreziproken Kreuzungen auf. Beginnen wir also die Analyse mit dem Verhalten der doppelreziproken Kreuzungen $(D \times J)$ $(J \times D)$ und $(J \times D)$ $(D \times J)$.

Wenn wir uns nun das absonderliche Resultat klar machen wollen, so können wir zunächst einen Punkt ausscheiden, der mit dem Verhalten der gewöhnlichen reziproken Kreuzungen übereinstimmt, nämlich die Verschiedenheit je nach der mütterlichen Linie. Wir können auch hier sagen, daß es für die Wirkung des Helligkeitsfaktors AA nicht gleichgültig ist, ob er in stammeigenem *japonica*- oder in stammfremdem *dispar*-Plasma (bzw. umgekehrt) seine Wirkung entfaltet. Wenn wir also von diesem Punkte absehen, so unterscheiden sich die doppelreziproken Kreuzungen von der gewöhnlichen dadurch, daß bereits in den ersten Stadien die homozygoten hellen AA-Individuen nach links verschoben sind und von den heterozygoten Aa ein sehr großer Prozentsatz schon ganz dunkel ist. Wenn wir nun die Tabelle der Resultate betrachten, so können wir feststellen, daß die doppelreziproken bereits nach der 1. Häutung stark auf dem Wege zu dem Zustande sind, den die gewöhnlichen F_2 nach der 4. Häutung erreichen und ihn nach der 3. Häutung ziemlich genau erreicht haben. Die folgende Tabelle verdeutlicht diese Tatsache:

| Kombination | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|---|----|----|-----|----|----|----|-----|
| $(D \times J)$ $(J \times D)$ nach der 1. Häutung | 52 | 3 | 6 | 10 | 10 | 15 | 4 |
| $(J \times D)$ $(D \times J)$ nach der 1. Häutung | 49 | 3 | 5 | 10 | 14 | 15 | 4 |
| $D \times J^2$ nach der 4. Häutung . . . | 60 | 17 | 8 | 7 | 4 | 4 | — |
| $J \times D^2$ nach der 4. Häutung . . . | 43 | 18 | 8 | 8 | 11 | 12 | — |
| $D \times J$ $(J \times D)$ nach der 3. Häutung | 61 | 15 | 12 | 9 | 3 | — | — |
| $(J \times D)$ $(D \times J)$ nach der 3. Häutung | 52 | 6 | 11 | 7 | 11 | 13 | — |

Diese Gegenüberstellung zeigt uns, daß der Unterschied zwischen den gewöhnlichen und doppelreziproken F_2 der ist, daß der im Verlaufe der Raupenentwicklung eintretende Verdunkelungsprozeß sowohl bei den Heterozygoten Aa wie bei den Homozygoten in der doppelreziproken Kombination viel schneller stattfindet als in der gewöhnlichen F_2 .

Was kann dies nun bedeuten? Die Arbeitshypothese, die wir seit zehn Jahren als die plausibelste annahmen, ist die folgende: Da kein Grund vorliegt anzunehmen, daß irgendeine faktorielle Kombination vorliegt, die sich ja auch in der gewöhnlichen reziproken Kreuzung auswirken müßte, also faktoriell wir eine gewöhnliche Mendelspaltung AA : 2 Aa : aa haben, so kann für das Resultat nur irgendeine andere

Differenz der verschiedenen F_2 verantwortlich sein. Gewöhnliche reziproke Kreuzungen unterscheiden sich nun durch das Eiprotoplasma. Wenn sich doppelreziproke Kreuzungen auch unterscheiden, so könnte dies auf einen Unterschied im Protoplasma der Spermie zurückzuführen sein. Die Verhältnisse der Kreuzungen sind nämlich die:

$F_1 \text{ } \varnothing (J \times D) = \text{Eiplasma } J, F_1 \text{ } \sigma (J \times D) = \text{Spermaplasma } I,$
 $F_1 \text{ } \varnothing (D \times J) = \text{Eiplasma } D, F_1 \text{ } \sigma (D \times J) = \text{Spermaplasma } D,$
 $F_2 (D \times J) \times (D \times J) \text{ enthält Eiplasma } D\text{-Spermaplasma } D,$
 $F_2 (J \times D) \times (J \times D) \text{ enthält Eiplasma } J\text{-Spermaplasma } J,$
 $F_2 (D \times J) \times (J \times D) \text{ enthält Eiplasma } D\text{-Spermaplasma } J,$
 $F_2 (J \times D) \times (D \times J) \text{ enthält Eiplasma } J\text{-Spermaplasma } D.$

Wir haben nun schon gesehen, daß die Wirkung der Faktoren Aa (in reziproken F_1) eine andere ist im D-Plasma wie im J-Plasma und ebenso auch die Wirkung der Faktoren AA (in den reziproken F_2). Anders ausgedrückt: bei gegebener Faktorenkonstitution beeinflußt das Eiprotoplasma die Vererbungsrichtung. Jetzt würde sich ferner noch zeigen, daß auch das Spermaplasma die Vererbungsrichtung beeinflußt. Im konkreten Falle ist das so zu verstehen: Wir sehen, daß F_1 wie F_2 matroclin waren, und zwar sowohl die Aa- wie die AA-Kombinationen. Man könnte das nun so auffassen, daß die dunkle Färbung der *dispar*-Raupen und die helle der *japonica*-Raupen das Produkt der Faktoren A bzw. a mit etwas im Protoplasma vererbt ist. Die Beschaffenheit des Plasmas also würde in der gleichen Richtung ziehen wie die Erbfaktoren der gleichen Rasse. Man könnte aber die gleichen Tatsachen auch so auffassen, daß der phänotypische Effekt des Faktors A ein verschiedener ist, je nach der Plasmabeschaffenheit, in der er wirkt. Im vorliegenden Falle wirkt er besser = stärker aufhellend im J-Plasma und die Vererbung ist matroclin. In einem anderen Falle mag er »besser« in einem anderen D-Plasma wirken und dann wäre die Vererbung patroclin. Später zu besprechende Tatsachen ebenso wie die doppelreziproken Kreuzungen sprechen für die letztere Fassung, denn die doppelreziproken Kreuzungen zeigen zwar die Matroclinie insofern als ebenfalls Aa und aa im J-Eiplasma relativ »besser« wirken als im D-Plasma. Sie zeigen ferner, daß die Zugabe von J-Spermaplasma zum D-Eiplasma und umgekehrt die helle Färbung bedingende Wirkung von Aa und AA noch mehr schädigen als das reine D-Plasma. Denn die Aa- und aa-Individuen sind mit dem stammeigenen J-Eiplasma bei Zugabe von D-Spermaplasma viel stärker nach der dunklen Seite verschoben als im stammfremden D-Eiplasma bei gleichem Spermaplasma, wie die Tatsachen zeigten. Wenn wir also die Erzeugung hellerer Zeichnung durch den Faktor A als gute Wirkung bezeichnen und die weniger helle Zeichnung als Schädigung der Wirkung, dann

hätten wir die folgende Serie der Schädigung der Wirkung von Aa und AA durch plasmatische Beschaffenheit:

| Kombination | Eiplasma der Mutter | Spermaplasma des Vaters | Plasma der F ₂ | Schädigung der A-Wirkung |
|---------------------------------------|------------------------|----------------------------|---------------------------|-----------------------------|
| J \times D) ² | Je | J _s | J | nicht |
| (D \times J) ² | De | D _s | D | stark |
| (J \times D) (D \times J) . . | Je | D _s | Je + D _s | noch stärker |
| (D \times J) (J \times D) . . | De | J _s | De + J _s | am stärksten |

Die Bezeichnung Schädigung der Wirkung von A war ein allgemein gehaltener Ausdruck. Wir sahen aber bereits vorher, daß dahinter ein ganz bestimmter entwicklungsphysiologischer Vorgang steckt, denn wir wiesen darauf hin, daß in den doppelreziproken Kreuzungen der Verdunkelungsvorgang der Zeichnung bereits nach der 1. Häutung beinahe die Stufe erreicht hat, die er bei den anderen F₂ erst nach der 4. Häutung erreicht. Wir können somit an Stelle der allgemeinen Beschreibung konkret sagen, daß der zu dem Wirkungskreis des Faktors A gehörige mit der Entwicklung fortschreitende Verdunkelungsvorgang je nach der plasmatischen Beschaffenheit schneller oder langsamer abläuft.

Die Ausführungen der letzten Abschnitte müssen nun aber an den Verhältnissen der F₁-Generation geprüft werden. Denn für sie gelten folgende plasmatische Verhältnisse:

| Kombination | Eiplasma der Mutter | Spermaplasma des Vaters | Plasma der F ₁ -Tiere |
|----------------------|------------------------|----------------------------|-------------------------------------|
| D \times J | De | J _s | De + J _s |
| J \times D | Je | D _s | Je + D _s |

Das bedeutet, daß in F₁ die plasmatische Situation für den heterozygoten Faktor Aa die gleiche ist wie in der doppelreziproken Kreuzung, wenigstens auf Grund der bisher gemachten Annahmen. Daraus folgt, daß die Aa-Tiere in F₁ von Anfang an dunkler sein müssen als die Aa-Tiere der gewöhnlichen F₂- und ebenso wie die der doppelreziproken Kreuzung aussehen müssen. Ein Vergleich der Tabellen und Kurven für F₁ und F₂ zeigt, daß dies tatsächlich richtig ist. Diese wichtige Tatsache sei an den Kurven Textabb. 133 demonstriert. Die F₂-Kurven für die Aa-Tiere sind so aus der Gesamtkurve für F₂ herausgezogen, daß die etwa 25% Individuen aa der Klasse I und 25% Individuen AA der hellsten Klassen subtrahiert werden. Die erhaltenen Werte wurden natürlich mit 2 multipliziert, um sie ebenso wie F₁ auf 100% zu beziehen. Wir sehen sogleich, daß die Aa-Kurven für die

einfachen F_2 -Tiere weiter rechts stehen als die zugehörigen F_1 -Kurven der Kreuzung gleicher mütterlicher Linie. [$(D \times J)$ verglichen mit $(D \times J)^2$ und $(J \times D)$ mit $(J \times D)^2$.] Wir sehen aber weiterhin, daß die Aa-Kurven der doppelreziproken Kreuzung wieder viel weiter nach links stehen, also nicht mit den F_1 -Kurven identisch sind. Wie ist dies zu erklären?

Wir verglichen eben bereits die Gesamt- F_2 -Kurven der doppelreziproken Kreuzung nach der 1. Häutung mit den gewöhnlichen F_2 -Kurven nach der 4. Häutung und fanden sie ziemlich identisch und schlossen daraus, daß die Wirkung der anderen plasmatischen Konstitution in einer Beschleunigung des Verdunkelungsvorganges besteht. Vergleichen wir nun die doppelreziproken Kurven der 1. Häutung in Textabb. 133 mit den F_1 -Kurven nach der 4. Häutung in Textabb. 2, so

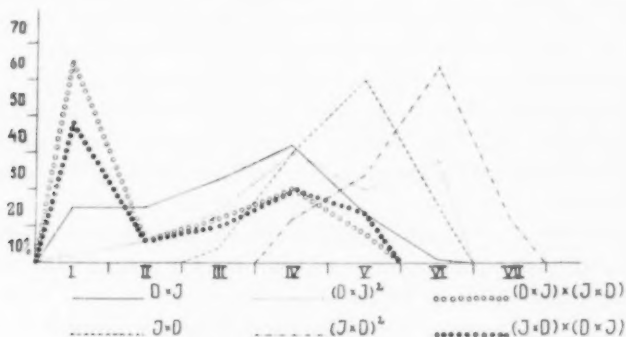


Abb. 133.

sehen wir wiederum eine große Ähnlichkeit. Also bei der für die doppelreziproken Kombinationen charakteristischen Beschaffenheit des Plasmas verläuft der Verdunkelungsprozeß ebenfalls viel schneller als bei der Plasmabeschaffenheit von F_1 ; nach der früher benutzten Ausdrucksweise ist also die Situation für AA noch ungünstiger. Es ist also nicht möglich, daß die plasmatische Beschaffenheit in beiden Fällen $I_e + D_s$ bzw. $D_e + I_s$ ist. Der einzige gametische Unterschied nun zwischen den Aa-Kombinationen von F_1 und F_2 ist, daß letztere bereits Bastarde zu Eltern haben. Wenn nun überhaupt das Spermaplasma eine Rolle spielt, so hat ja der Bastard $D \times J$ nicht mehr D-Plasma, wie bisher angenommen, sondern $D_e + J_s$ -Plasma, also ein Plasma, in dem das mütterliche D-Plasma der Menge nach überwiegt, aber auch eine Beimischung von J-Plasma aus der Spermie vorhanden ist. Wenn wir das je vorwiegende Plasma mütterlicher Herkunft dadurch deutlicher machen, daß wir dafür DD bzw. JJ schreiben, so sind nun die plasmatischen Verhältnisse der reinen Rassen von F_1 und F_2 im ganzen die:

| Kombination | Ei-plasma der Mutter | Sperma- plasma des Vaters | Plasma der Bastarde | Wirkungsgrad von Aa |
|-------------------------------|-------------------------|---------------------------------|---------------------|------------------------|
| 1. D | DD _e | D _s | D | — |
| 2. J | JJ _e | J _s | J | — |
| 3. D × J | DD _e | J _s | DD + J | ++++ |
| 4. J × D | JJ _e | D _s | JJ + D | ++++ |
| 5. (D × J) ² . . . | (DD + J) _e | (DD + J) _s | (DD + J) + (DD + J) | +++++ |
| 6. (J × D) ² . . . | (JJ + D) _e | (JJ + D) _s | (JJ + D) + (JJ + D) | +++++ |
| 7. (D × J) (J × D) | (DD + J) _e | (JJ + D) _s | (DD + J) + (JJ + D) | + |
| 8. (J × D) (D × J) | (JJ + D) _e | (DD + J) _s | (JJ + D) + (DD + J) | + |

Die Tabelle zeigt sogleich, daß die doppelreziproken Bastarde sich von den F₁-Bastarden durch viel stärkere Beimischungen von Fremdplasma unterscheiden, wenn wir das mütterliche Ei-plasma als das nicht fremde auffassen. Die reinste Wirkung von Aa, also die hellsten Heterozygoten werden erhalten, wenn mütterliches und väterliches Plasma hauptsächlich der hellen J-Rasse entstammt und außerdem identisch also in der F₂ (J × D)²; die stärkste Verschiebung der Aa-Tiere nach der dunkeln Seite erfolgt, wenn mütterliches und väterliches Plasma nicht identisch zusammengesetzt sind und außerdem noch gemischt und vorwiegend in der mütterlichen D-Linie, also in der Kreuzung (D × J) × (J × D). Bezeichnen wir diesen dunkelsten Typ mit einem + und den vorher genannten mit 6 +, so ergibt sich die Serie des Wirkungsgrades von Aa in verschiedenem Plasma nach der Zahl der Kreuze in der letzten Rubrik der Tabelle. *Es ist klar, daß man in allgemeinsten Form dieses Resultat auch so ausdrücken kann, daß bei den Heterozygoten Aa das Maß der Dominanz von A eine Funktion der plasmatischen Beschaffenheit des Individuums ist. Dieser Satz für die Dominanz ist aber nur ein Spezialfall des allgemeinen Satzes, daß überhaupt der Wirkungsgrad von A eine Funktion der plasmatischen Beschaffenheit ist, da ja auch für die reinen Dominanten AA das gleiche gezeigt wurde.*

Wenden wir uns nunmehr den Rückkreuzungen zu, um für sie die gleiche Analyse durchzuführen. Wir haben also auch für sie zu zeigen, daß die Differenzen zwischen den, rein mendelistisch betrachtet, identischen Kombinationen in gleicher Weise wie bei den F₁- und F₂-Zuchten so erklärt werden müssen, daß das Maß der Dominanz von A in den Aa-Zuchten von der plasmatischen Beschaffenheit des Individuums abhängt, weiterhin, daß sowohl mütterliche wie väterliche plasmatische Wirkungen in Betracht kommen. Um nun nicht wieder mit vielen Worten für jede Kombination die plasmatischen Verhältnisse ausführen zu müssen, können wir uns der folgenden vergleichsweisen Darstellung bedienen: Wir nehmen an, daß die totale wirksame Plasmamenge des befruchteten Eies = 100 sei, wovon 90 das Ei und 10 die Spermie bei-

steuert. Wir bezeichnen ferner die Wirkung des *japonica*-Plasmas, das ja, wie wir sahen, für größere Dominanz von A sorgt, also aufhellend wirkt als Pluswirkung, die verdunkelnde Wirkung des *dispar*-Plasmas als Minuswirkung. Ein Bastardei enthält $\frac{9}{10}$ mütterliches und $\frac{1}{10}$ väterliches Plasma, besteht also aus 81 Teilen großmütterlichen und 9 Teilen großväterlichen Plasmas, ebenso besteht die Bastardspermie aus 9 Teilen großmütterlichen und einem Teile großväterlichen Plasmas. Jeder Anteil aber hat je nachdem er *dispar* oder *japonica* ist negatives oder positives Vorzeichen. Es hat also etwa der Bastard $J \times D$ die plasmatische Konstitution $+90 - 10 = +80$; $D \times (D \times J)$ hat $-90 - 9 + 1 = -98$; $(D \times J) \times (J \times D)$ hat $-81 + 9 + 9 - 1 = -64$. Berechnen wir also nach diesem Schlüssel die plasmatische Beschaffenheit der verschiedenen Kombinationen, dann muß, falls die Gesamtinterpretation richtig ist, die Reihe der Indexzahlen vom höchsten Plus- bis zum tiefsten Minuswert parallel sein der Reihe der durchschnittlichen Helligkeit bzw. Dunkelheit in den verschiedenen Kombinationen verschiedener plasmatischer Beschaffenheit, in denen wir den Faktor Aa gezüchtet haben. In der folgenden Tabelle ist dies nun für die acht Rückkreuzungskombinationen ausgeführt und sie sind gleich auch richtig geordnet von — nach +, d. h. von dunkel nach hell.

| Kombination | Plasmabeschaffenheit | | Indexzahlen |
|----------------------------------|----------------------|---------|-------------|
| | Mutter | Vater | |
| 1. $D \times (D \times J)$. . . | — 90 | — 9 + 1 | — 98 |
| 2. $(D \times J) \times D$. . . | — 81 + 9 | — 10 | — 82 |
| 3. $D \times (J \times D)$. . . | — 90 | + 9 — 1 | — 82 |
| 4. $(D \times J) \times J$. . . | — 81 + 9 | + 10 | — 62 |
| 5. $(J \times D) \times D$. . . | + 81 — 9 | — 10 | + 62 |
| 6. $J \times (D \times J)$. . . | + 90 | — 9 + 1 | + 82 |
| 7. $(J \times D) \times J$. . . | + 81 — 9 | + 10 | + 82 |
| 8. $J \times (J \times D)$. . . | + 90 | + 9 — 1 | + 98 |

Vergleichen wir nun mit dieser Erwartung die Resultate in den Kurven Textabb. 5 und 6, so ist die Reihenfolge von dunkel nach hell in den *dispar*-Rückkreuzungen nach der Numerierung der Tabelle 1, 2, 3, 5 in den *japonica*-Rückkreuzungen 6, 4, 7, 8. Vergleicht man unter Berücksichtigung der ersten wie der vierten Häutung die beiden Serien, dann zeigt sich, daß in der Tat die + und — Endglieder der Reihe nach Erwartung ausgefallen sind und daß nur die Mittelglieder 4, 5, 6 nicht genau ihre Ordnung einhalten. Es scheint uns danach im Rahmen des Möglichen das Resultat der Erwartung zu entsprechen.

Wir können nunmehr sämtliche Zuchten, in denen die heterozygoten Individuen Aa vorkommen, vergleichen. Nach dem Vorhergehenden ist in ihnen allen das Maß der Dominanz von A über a verschieden

| Nr. | Kombination | Färbungsklassen von Aa nach der 1. Häutung | | | | | | | M nach der 1. Häutg. | Indexzahl | M nach der 4. Häutg. | Färbungsklassen von Aa nach der 4. Häutung | | | | | | |
|-----|----------------------|--|----|-----|----|---|----|-----|----------------------|-----------|----------------------|--|----|-----|----|---|----|-----|
| | | I | II | III | IV | V | VI | VII | | | | I | II | III | IV | V | VI | VII |
| | | 32 | 48 | 16 | 4 | — | — | — | 1,92 | —98 | 1,04 | 96 | 4 | — | — | — | — | — |
| 1 | D × (D × J) | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| 2 | (D × J) × D | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| 3 | (D × J) × D | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| 4 | D × J | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| 5 | (D × J) ² | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| 6 | (D × J) × (J × D) | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| 7 | (D × J) × J | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| 8 | (J × D) × D | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| 9 | (J × D) × (D × J) | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| 10 | J × D | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| 11 | (J × D) ² | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| 12 | J × (D × J) | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| 13 | (J × D) × J | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| 14 | J × (J × D) | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |

je nach ihrer verschiedenen plasmatischen Beschaffenheit. Die letztere können wir, wie soeben gezeigt, durch eine Indexzahl ausdrücken und die 14 F₁ und F₂-Kombinationen nach der Indexzahl ordnen. Es muß dann die Stufe der Helligkeit der Aa-Individuen sich parallel mit den Indexzahlen von dunkel (—) bis hell (+) verschieben. Es ist also für alle Aa-Tiere der Mittelwert zu berechnen. Exakt geht dies natürlich nicht, mit Ausnahme der F₁-Tiere. Bei allen F₂ aber finden sich in der aufgenommenen Variationsreihe je 25 % aa und 25 % AA, deren mit den Aa-Tieren eventuell transgredierende Variabilität nicht festgestellt werden kann. Entsprechend finden sich bei den Rückkreuzungen 50 % aa- oder AA-Tiere, für die das gleiche gilt. Es bleibt also nichts übrig, als für die Homozygoten aa von links ausgehend 25 % bzw. 50 % abzuzeichnen und ebenso für die Homozygoten AA von der rechten Seite der Variationsreihe. Dadurch werden dann zweifellos vor allem am

hellen (rechten) Ende der Reihe ganze Gruppen von Aa-Tieren, die mit AA-Tieren transgredieren, ausgeschaltet. Zu dieser Fehlerquelle kommt natürlich die hinzu, die aus der Subjektivität einer Klassenstatistik nicht diskreter Natur erwächst. Das so geordnete Material findet sich nun in der Tabelle S. 263, und zwar sind die Variationsreihen der Aa-Tiere in Prozentsätzen für Einhäuter und Vierhäuter wiedergegeben und dazwischen die Mittelwerte verglichen mit den Indexzahlen. Diese Tabelle zeigt nun folgendes. Für die Tiere nach der 4. Häutung läßt sich nur sagen, daß die Minusseite der Serie (Kombination 1—4) und die Plusseite der Serie (Kombination 13, 14) der Erwartung entsprechen. Für alles dazwischen liegende reicht aber die Klassifizierung nicht aus, denn die erhaltenen Mittelwerte liegen so nahe beieinander, daß sie in Anbetracht der Fehlerquellen sicher innerhalb der Fehlergrenzen liegen und daher aus der Betrachtung ausschneiden müssen. Anders ist es mit den Tieren nach der 1. Häutung, wo ja die Klassendifferenzen viel größere sind. Ein Blick auf die Mittelwerte zeigt, daß sie in der Tat in erstaunlicher Weise der Erwartung entsprechen. Nur drei Zuchten fallen völlig aus dem Rahmen, nämlich Nr. 3, 6 und 9. 6 und 9 sind die beiden doppelreziproken Kreuzungen, 3 ist eine nicht besonders charakteristische Rückkreuzung $D \times (J \times D)$. Wenn wir zunächst diese drei Ausnahmen fortlassen, so ist die aufsteigende Reihe der Mittelwerte so gut, wie man billigerweise erwarten kann in Anbetracht der großen Fehlerquellen. Zur Verdeutlichung des Tatbestandes sei er nochmals in Textabb. 134 in der Form einer Korrelationstabelle wiedergegeben, in der die aus den Indexzahlen erschlossene Reihenfolge der Kombinationen auf der Ordinate, die zugehörigen Klassenwerte auf der Abszisse sich finden. Die drei nicht stimmenden Zuchten sind durch einen Kreis ausgezeichnet. Die gute Korrelation erscheint deutlich. Was nun die drei aus dem Rahmen fallenden Zuchten betrifft, so ist auffallend, daß darunter die beiden doppelreziproken Kreuzungen sich finden (6, 9), die wieder untereinander identisch sind. Wir haben bereits oben ausgeführt, daß diese Kombinationen diejenigen sind, die nicht nur die meiste sondern auch die heterogenste Plasmamischung enthalten (beide Eltern Bastarde und von verschiedener mütterlicher Linie); man kann annehmen, daß bei dieser Mischung Aa für seine Wirkung einen noch viel ungünstigeren Boden findet, als der rein prozentualen Plasmamischung entspricht. Dagegen bleibt das unerwartete Resultat der Zucht 3 zunächst unerklärt.

Bei der Darstellung der F_2 -Resultate hatten wir gezeigt, daß nicht nur die Wirkung der heterozygoten Faktoren Aa, also mit anderen Worten das Maß der Dominanz von A, durch die plasmatische Beschaffenheit des Individuums beeinflusst wird, sondern daß auch die reinen Dominanten AA je nach der plasmatischen Grundlage, in der

die Faktoren »arbeiten«, phänotypisch verschieden sind. Wir müssen nunmehr zusehen, wie sich in dieser Beziehung die reinen Rezessiven *aa* verhalten und zu dem Zwecke die F_2 -Zuchten wie die Rückkreuzungen mit *dispar* nochmals betrachten. Bei den F_2 -Zuchten erwarten wir ja $\frac{1}{4}$ reine *aa* in Klasse I. Es fällt nun auf, daß in einer der vier F_2 -Kombinationen, nämlich $(J \times D)^2$ zu wenig Individuen sich zunächst in Klasse I befinden (s. Tabelle S. 101). Dies könnte ein Zufall sein.

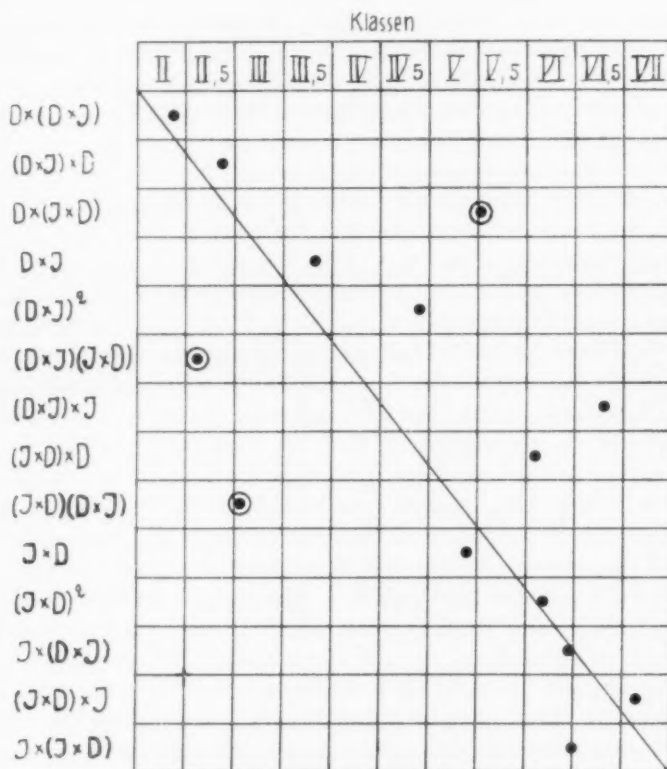


Abb. 134.

Aber wir sehen, daß durch alle vier Häutungen hindurch der Unterschied zwischen dieser und den anderen Zuchten konstant bleibt. Weiterhin sehen wir aber auch, daß die gleiche Zucht auch für die *Aa*-Tiere die hellste ist. Tatsächlich steht sie ja auch in unserer Reihe der plasmatischen Indexzahlen an elfter Stelle. Man muß also annehmen, daß bei dieser plasmatischen Konstitution mit sehr viel *japonica*-Plasma auch die homozygoten Rezessiven *aa* einen helleren Färbungstyp bedingen als sonst. Ist diese Schlußfolgerung richtig, so muß sie sich

nun bei den Rückkreuzungen mit *dispar* bestätigen, wo ja die Hälfte der Nachkommen aa sind, also in Klasse I stehen sollen. Ein Blick auf die Tabelle S. 105 zeigt, daß unter den vier Rückkreuzungen eine dadurch auffällt, daß sie in Klasse I nur 30% Individuen aufweist und wir bis in Klasse IV gehen müssen, um zu den 50% reiner Rezessiven zu gelangen. Diese Rückkreuzung ist aber $(J \times D) \times D$, also wieder die mit dem Maximum an *japonica*-Plasma, die in der Zahlenreihe an achter Stelle steht, während die drei anderen Kombinationen die erste bis dritte Stelle einnehmen. Dieses glänzende Zusammenstimmen von F_2 und Rückkreuzung dürfte wohl ein Zufallsresultat ausschließen.

Dies ist also die Analyse für den Ausgangsversuch. Ganz ähnliche Resultate wurden aber für die Kreuzung Berlin \times Kumamoto erhalten, die wir nunmehr besprechen müssen.

Wir können uns dabei viel kürzer fassen als bei der Analyse des Ausgangsfalles. Dort kamen wir zu folgenden Schlußfolgerungen: 1. Helle und dunkle Rassen unterscheiden sich durch ein Faktorenpaar A und a. 2. Bei den Bastarden ist zuerst A (helle Zeichnung) dominant; im Laufe der Entwicklung tritt dann aber eine Verschiebung nach der dunkeln Seite der Kurve, Dominanzwechsel, ein. 3. Die F_2 und Rückkreuzungen zeigen eine einfache Mendelspaltung aa : 2 Aa : AA bzw. 1 Aa : 1 AA, bzw. 1 Aa : 1 aa. 4. Im einzelnen verhalten sich aber die herausgespaltenen Individuen phänotypisch verschieden je nach der Kreuzungskombination. 5. Es zeigte sich, daß das Entscheidende für diese Differenzen die plasmatische Konstitution der Individuen ist: Die gleichen Faktoren rufen einen typisch verschiedenen phänotypischen Effekt hervor je nach dem Plasma, in dem sie wirken. Am deutlichsten war dies bei den Heterozygoten, bei denen sich das Maß der Dominanz als eine Funktion der plasmatischen Konstitution erwies. Aber auch der Phänotypus der Homozygoten wurde je nach der plasmatischen Konstitution verschoben. 6. Die plasmatische Konstitution zog den Phänotypus nach der Seite ihrer Rasse, also in viel Plasma der hellen Rasse sind die Tiere gleicher faktorieller Konstitution heller als wenn die Faktoren vorwiegend in Plasma der dunkeln Rasse liegen usw. 7. Die plasmatische Konstitution ist das Produkt sowohl des mütterlichen Eiplasmas als auch des väterlichen Spermaplasmas. Wenn man sämtliche F_1 - und F_2 -Kombinationen nach dem relativen Anteil an Plasma der hellen und dunkeln Rassen ordnet, so erhält man eine Reihe ausgehend von einem Maximum von Plasma der dunkeln Rasse bis zu einem Maximum von Plasma der hellen Rasse. Die Phänotypen gleicher Faktorenkonstitution verschieben sich parallel dieser Reihe von hell nach dunkel. 8. Es wurde wahrscheinlich gemacht, daß helle und dunkle Rassen dadurch unterschieden sind, daß der Vorgang der Verdrängung der Zeichnung durch Pigment bei den einen schnell, bei

den andern langsam verläuft. Es konnte dann gezeigt werden, daß diese Geschwindigkeit von der plasmatischen Situation abhängig ist.

Wenn wir nun die Resultate des Berlin-Kumamotoversuches mit den früheren vergleichen, so erkennen wir sofort einige prinzipielle Übereinstimmungen. Die Tabellen und Kurven zeigen sofort, daß, wenn die mütterliche Linie Kumamoto ist (das Symbol K an erster Stelle der Formel!), die Zucht heller ist, als wenn die mütterliche Linie Berlin ist. Wir können also auf eine Betrachtung der Einzelheiten verzichten und die Resultate so anordnen, wie es beim Ausgangsversuch geschah. Wir ordnen die Bastardkombinationen je nach dem relativen Anteil von Berlin- und Kumamotoplasma auf Grund der plasmatischen Indexzahlen an, wie das früher genau erklärt wurde. Dann berechnen wir die Mittelwerte für die Individuen der Konstitution aa, Aa, AA, wobei auf die Fehlerquellen wieder hingewiesen sei, vor allem die nicht berücksichtigte transgredierende Variabilität. So wurde nun die folgende Tabelle erhalten.

| Kombination | Indexzahl | 2. Häutung | | | 4. Häutung | | |
|--|-----------|------------|------|------|------------|------|------|
| | | M aa | M Aa | M AA | M aa | M Aa | M AA |
| 1. $B \times (B \times K)$ | - 98 | 1,37 | 3,44 | — | 1,08 | 2,59 | — |
| 2. $(B \times K) \times B$ | - 82 | 1,00 | 3,86 | — | 1,00 | 2,56 | — |
| 3. $B \times (K \times B)$ | - 82 | 1,01 | 5,96 | — | 1,00 | 2,45 | — |
| 4. $B \times K$ | - 80 | — | 8,45 | — | — | 4,32 | — |
| 5. $(B \times K)^2$ | - 80 | 1,31 | 7,6 | 9,18 | 1,43 | 4,48 | 8,49 |
| 6. $(B \times K) (K \times B)$ | - 63 | 1,12 | 6,06 | 8,11 | 1,00 | 3,5 | 7,29 |
| 7. $(B \times K) K$ | - 62 | — | 7,71 | 8,46 | — | 6,42 | 8,92 |
| 8. $(K \times B) \times B$ | + 62 | 3,29 | 5,79 | — | 1,55 | 3,41 | — |
| 9. $(K \times B) (B \times K)$ | + 63 | 5,47 | 7,61 | 8,62 | 2,1 | 4,79 | 7,8 |
| 10. $K \times B$ | + 80 | — | 8,84 | — | — | 4,59 | — |
| 11. $(K \times B)^2$ | + 80 | 5,0 | 7,76 | 9,35 | 2,42 | 5,26 | 8,7 |
| 12. $(K \times B) \times K$ | + 82 | — | 8,35 | 9,85 | — | 6,53 | 9,33 |

Die Tabelle zeigt uns nun wieder mit vollständiger Klarheit den Parallelismus zwischen plasmatischem Index und Grad der Helligkeit der Individuen gleicher genetischer Konstitution. Ja, die Resultate sind noch vollkommener als im Ausgangsfall. Die Rasse Kumamoto ist ja wesentlich heller noch als die Rasse *japonica* X und dementsprechend zieht auch das Kumamotoplasma den Phänotypus noch mehr nach der hellen Seite. Das zeigt sich vor allem darin, daß die reinen Rezessiven aa, wenn sie in reichlich Kumamotoplasma liegen, statt in der I. Klasse in jungen Stadien zu sein, sich etwa in der V. finden und noch nach der 4. Häutung das Mittel etwa in der II. Klasse haben. Bei den Heterozygoten sehen wir das Klassenmittel je nach der plasmatischen Beschaffenheit von etwa der III. zur VIII. Klasse

ansteigen und selbst die hellen reinen Homozygoten AA zeigen deutlich, wenn auch scheinbar am schwächsten, den Einfluß. (Letzteres ist nur scheinbar der Fall, wie wir gleich sehen werden.) Nur zwei Zuchten fallen, abgesehen von den durch die Fehlerquellen gegebenen Schwankungen aus dem Rahmen heraus: es ist die $F_1 B \times K$, die nicht genügend matroclin ist und ihre direkte Nachkommenschaft $(B \times K)^2$, für die das gleiche in etwas verringertem Maße gilt. Weitere Erörterungen des Resultates sind wohl nicht nötig, nachdem die gleichen Dinge früher ausführlich besprochen sind.

Es muß nun noch etwas zugefügt werden, was aus den Statistiken und Tabellen nicht hervorgeht. Die Statistiken sind ja ausschließlich auf das Verhalten des Thorakalfleckes gegründet. Der Rest der Zeichnung, der korreliert vererbt wird, konnte nicht genauer berücksichtigt werden, ohne die Arbeit zu einem Maße zu steigern, das eine Durchführung unmöglich machte. Es wurden aber in den Protokollen stets Notizen auch über die übrigen Zeichnungselemente angebracht. Es zeigt sich dabei, daß unsere statistische Methode in einem Punkte ungenau ist. Der Vorgang der Verdunkelung der hellen Zeichnung durch eindringendes Pigment geht nicht ganz gleichmäßig über den ganzen Körper weg, sondern schreitet so ziemlich von hinten nach vorn vor, so daß der Thorakalfleck noch sehr hell sein kann, wenn der übrige Körper stark verdunkelt ist. So kommt es, daß zwei Individuen, die nach dem Thorakalfleck als Klasse IX registriert sind, sehr verschieden aussehen können; eines ist in der übrigen Körperzeichnung so hell wie es die früheren Abbildungen der reinen Kumamotorasse zeigen. Das andere mag einen relativ dunkeln Körper haben, wie etwa die mitteljapanischen Rassen. Es fiel uns nun auf, daß in den verschiedenen Kreuzungen, in denen die AA-Tiere doch wie die reine Kumamotorasse aussehen sollten, das nicht der Fall war; auch bei den hellsten Klassen des Thorakalfleckes war der Körper relativ dunkel, wie es auch aus den obigen Photographien hervorgeht. Nur bei einer Kombination fanden sich die richtigen hellen Kumamototiere, nämlich bei $(K \times B) \times K$, wie das auch die Photographie Textabb. 73 zeigt. Dies ist aber diejenige von den ausgeführten Kombinationen, bei denen sich der Faktor AA in einem Maximum von Kumamotoplasma findet! Um die Statistik vollkommen zu machen, müßten wir also jenseits Klasse X noch Klassen mit heller Abdominalzeichnung zufügen und fänden dann diese nur bei einem Maximum von Kumamotoplasma verwirklicht. Mit andern Worten zeigt dies, daß der rein dominante Typus nur phänotypisch sichtbar wird, wenn auch das zugehörige Plasma fast oder fast ganz der gleichen Rasse angehört.

Von andern Kreuzungen liegen weder so vollkommene Serien vor, noch sind die Resultate so klar. Sie seien daher nur kurz in Tabellen beleuchtet, die ebenso wie die vorhergehenden zusammengestellt sind:

1. Die Kreuzungen Berlin \times Ogi.

| Kombination | 2. Häutung | 4. Häutung | 2. Häutung | 4. Häutung |
|--|------------|------------|------------|------------|
| | M Aa | M Aa | M AA | M AA |
| 1. B \times (B \times O) | 3,26 | 2,51 | — | — |
| 3. B \times (O \times B) | 4,55 | 2,59 | — | — |
| 4. B \times O | 4,75 | 2,92 | — | — |
| 8. (O \times B) \times B | 3,12 | 2,02 | — | — |
| 9. (O \times B) (B \times O) | 3,64 | 2,00 | 5,76 | 3,78 |
| 10. O \times B | 5,23 | 3,5 | — | — |
| 11. (O \times B) ² | 3,78 | 2,93 | 6,26 | 5,02 |
| 12. O \times (B \times O) | 4,19 | 3,22 | 6,07 | 5,80 |
| 13. (O \times B) \times O | 6,58 | 5,74 | 7,87 | 7,05 |
| 14. O \times (O \times B) | 4,85 | 3,06 | 6,44 | 5,85 |

M mütterliche Linie B 4,19 2,67.

M mütterliche Linie O 4,48 3,21.

Diese Tabelle zeigt nun zunächst, daß der Phänotypus der Heterozygoten wie der reinen Dominanten nicht in den verschiedenen Kombinationen in dem Maße schwankt wie bei den vorher besprochenen Kreuzungen. Trotzdem ist die gleiche Korrelation wieder zu erkennen. Wenn wir von der Kombination Nr. 14 absehen, die relativ viel zu dunkel ist, so ist die erwartete Reihenfolge der Klassenmittelwerte für Aa nach der 2. Häutung nicht schlecht, nach der 4. Häutung etwas besser, für AA nach der 2. Häutung gut und nach der 4. Häutung vollkommen. Übrigens tritt das in den Kurven noch deutlicher hervor als in den Mittelwerten. Wir können also ebenso wie bei den früheren Kombinationen schließen, daß der Phänotypus bei gleicher genotypischer Beschaffenheit sowohl im heterozygoten wie im homozygoten Zustande von der plasmatischen Beschaffenheit abhängig ist, und zwar sowohl Ei- wie Samenplasma. Wir können ferner schließen, daß der sichtbare Einfluß der plasmatischen Beschaffenheit bei der Kreuzung Berlin-Ogi ein geringerer ist als bei den früher besprochenen Kreuzungen. Wir können dem zufügen, daß die Rasse Ogi der Rasse Berlin insofern näher steht als die Rasse Kumamoto, als die Ogiraupen ja auch zur Verdunkelung in späteren Stadien neigen.

2. Die Kreuzungen der Rassen Fiume und Kumamoto.

Dies war ja die Kreuzung, bei der eine scheinbar einfache Mendelspaltung erschien und daher auch die Annahme eines Modifikationsfaktors T überflüssig erschien. Betrachten wir nun die Resultate unter dem Gesichtspunkte der plasmatischen Beeinflussung.

Die Tabellen und Kurven zeigen bereits ohne weiteres, daß von einer so deutlichen Beeinflussung des Phänotypus durch die plasmatische Konstitution wie bei den Beispielen der ersten Serie nicht

die Rede sein kann, vielmehr im großen ganzen eine einfache Mendelspaltung vorliegt. Aber doch nur im großen ganzen! Wenn wir wieder in der alten Weise eine Tabelle der Mittelwerte berechnen, so erhalten wir die folgende Tabelle:

| Kombination | 2. Häutung | 4. Häutung | 2. Häutung | 4. Häutung |
|---------------------------------------|------------|------------|------------|------------|
| | M Aa | M Aa | M AA | M AA |
| 1. $F \times (F \times K)$ | 8,49 | 6,7 | — | — |
| 2. $(F \times K) \times F$ | 8,2 | 6,1 | — | — |
| 4. $F \times K$ | 8,99 | 6,79 | — | — |
| 5. $(F \times K)^2$ | 8,22 | 7,82 | 8,63 | 8,55 |
| 7. $(F \times K) \times K$ | 8,99 | 8,34 | 9,64 | 9,22 |
| 8. $(K \times F) \times F$ | 7,24 | 7,03 | — | — |
| 10. $K \times F$ | 8,35 | 6,91 | — | — |
| 11. $(K \times F)^2$ | 8,34 | 7,25 | 9,3 | 9,02 |
| 12. $K \times (F \times K)$ | 9,1 | 8,02 | 10 | 9,37 |
| 14. $K \times (K \times F)$ | 8,81 | 8,12 | 9,7 | 9,25 |

Sie zeigt uns zunächst für die Heterozygoten Aa, daß nach der 2. Häutung keine erfaßbaren oder regelmäßigen Unterschiede in den einzelnen Zuchten bestehen; wir haben eine ziemlich gleichmäßige Dominanz von A. Von der 4. Häutung ab, wenn die Verschiebung des Mittels nach links stattgefunden hat, bekommen wir trotz geringer absoluter Wertdifferenzen wieder eine deutliche Reihe, die gut mit dem relativen Anteil von F- bzw. M-Plasma ansteigt; aber auch für die Homozygoten AA scheint das gleiche zuzutreffen. Der geringste Mittelwert findet sich bei dem Anfangsglied der Reihe, die beiden höchsten Werte bei den beiden Endgliedern. Hier haben wir aber außerdem die vorher erwähnte Tatsache, daß in Wirklichkeit nur aus den letzteren Kreuzungen der reine Kumamototyp wieder erscheint. Wir können also schließen, daß bei Kreuzung dieser beiden Rassen die protoplasmatische Umgebung nur einen geringen Einfluß auf den Phänotypus hat, daß aber immerhin ein solcher nachweisbar ist.

Ein Blick auf die nächste Tabelle zeigt, daß von einem Einfluß des Protoplasmas nichts oder nur wenig zu sehen ist, denn die Mittelwerte scheinen alle regellos angeordnet zu sein. Immerhin möchte ich doch glauben, daß ein solcher doch in ganz geringem Maße vorhanden ist. Unter der Tabelle sind die Mittelwerte für Aa in der mütterlichen F- und G-Linie angegeben, die doch recht deutlich verschieden sind, und sodann sei auf die vorher gemachten Bemerkungen hingewiesen, aus denen, wie aus früheren Beispielen hervorgeht, daß der reine Gifutyp auch hier wieder nur beim höchsten Glied der Serie herauspaltet. So scheint doch wenigstens in geringem Maße auch hier die alte Gesetzmäßigkeit vorzuliegen.

3. Die Kreuzungen der Rasse Fiume² und Gifu.

| Kombination | 2. Häutung | 4. Häutung | 2. Häutung | 4. Häutung | Zuchtort |
|------------------------------------|------------|------------|------------|------------|----------|
| | M Aa | M Aa | M AA | M AA | |
| 1. $F \times (F \times G)$. . . | 5,88 | 3,78 | — | — | Berlin |
| 3. $F \times (G \times F)$. . . | 7,6 | 3,38 | — | — | " |
| 4. $F \times G$ | 6,05 | 2,24 | — | — | Amerika |
| 8. $(G \times F) \times F$. . . | 8,42 | 4,12 | — | — | Berlin |
| 9. $(G \times F) (F \times G)$. . | 6,79 | 3,95 | 8 | 5,75 | Amerika |
| 10. $\{ (G \times F) V 36$. . . | 7,27 | 4,20 | — | — | " |
| $\{ (G \times F) WB 14$. . . | 8,11 | 3,25 | — | — | Berlin |
| 11. $\{ (G \times F)^2 WA 38$. . | 6,88 | 3,04 | 8,66 | 6,43 | Amerika |
| $\{ (G \times F)^2 XB 41$. . | 8,56 | 3,03 | 8,81 | 5,97 | Berlin |
| 12. $G \times (F \times G)$. . . | 6,63 | 3,06 | 8,65 | 6,08 | Amerika |
| 13. $(G \times F) \times G$. . . | 7,35 | 3,27 | 8,03 | 6,85 | " |
| 14. $G \times (G \times F)$. . . | 6,96 | 4,24 | 8 | 6,78 | " |

M Aa der mütterlichen Linie F nach der 2. Häutung 6,50; nach der 4. Häutung 3,13.

M Aa der mütterlichen Linie G nach der 2. Häutung 7,44; nach der 4. Häutung 3,57.

F. Vergleich von D und E.

Wir führten sowohl die rein mendelistische Interpretation der Befunde, wie die, die mit einem Einfluß der protoplasmatischen Umgebung des Gens auf den Phänotypus rechnete, durch, und müssen nun versuchen, objektive Anhaltspunkte dafür zu gewinnen, welche Interpretation einen größeren Erklärungswert besitzt, und damit wahrscheinlicher ist. Es scheint uns, daß wir die Situation am besten überblicken können, wenn wir die Befunde uns je nach den beiden Hypothesen in graphischer Form, nämlich als Korrelationstabeln vorführen. Für die Interpretation mit plasmatischer Wirkung hatten wir eine Reihenfolge der F_1 -, F_2 - und Rückkreuzungen aufgestellt, die uns den relativen plasmatischen Anteil der beiden Elternrassen von dunkel nach hell angab. Wir können dann die Übereinstimmung der erhaltenen Mittelwerte der aa- und Aa-Individuen mit dieser erwarteten Reihenfolge aus einer Korrelationstafel ansehen, in der auf der Ordinate diese Reihenfolge von 1—14 sich findet, auf der Abszisse die erhaltenen Mittelwerte der Zeichnungsklassen, auf die einzelnen Kombinationen der Reihe bezogen. Eine vollständige Korrelation also Übereinstimmung mit der Erwartung äußerte sich dann in einer geradlinigen Anordnung der Mittelwerte von links oben nach rechts unten. In den Textabb. 134—138 sind nun solche Tabellen berechnet 1. für die Heterozygoten Aa des Ausgangsversuches nach der 1. (Textabb. 134) und 4. Häutung (Textabb. 135); 2. für die Heterozygoten Aa der Kreuzung Berlin \times Kumamoto nach der 2. (Textabb. 137) und 4. Häu-

tung (Textabb. 137); 3. für die Homozygoten aa der Kreuzungen Berlin \times Kumamoto nach der 2. Häutung (Textabb. 138). Besonders stark abweichende Werte sind mit einem Ring umgeben. Man erkennt ohne weiteres, daß eine im großen ganzen doch recht beträchtliche positive Korrelation vorliegt, die in Anbetracht der großen Fehlerquellen als Übereinstimmung mit der Erwartung bezeichnet werden muß.

Die mendelistische Interpretation erfordert das Auftreten von drei Gruppen solcher Mittelwerte mit Gleichheit innerhalb der Gruppe,

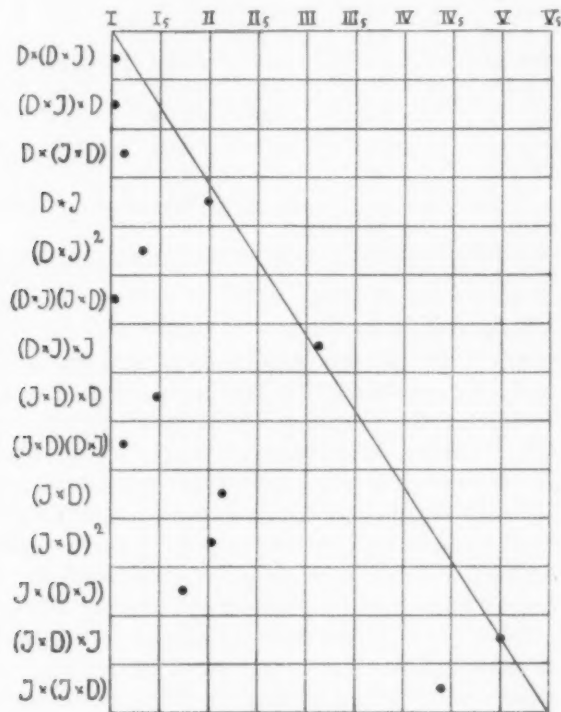


Abb. 135.

wie früher ausgeführt. Wir können uns nun das Resultat unter diesem Gesichtspunkte so veranschaulichen, daß wir auf der Ordinate wieder die Kombinationen, aber nach den drei Gruppen geordnet aufragen, und das von den Mittelwerten innerhalb jeder Gruppe eingenommene Areal durch Schraffierung zusammenfassen. In Textabb. 139—143 findet sich diese Darstellung 1. für die Heterozygoten des Ausgangsversuches nach der 1. (Textabb. 139) und 4. Häutung (Textabb. 140); 2. für die Heterozygoten Aa der Kreuzung Berlin \times Kumamoto nach der 2. (Textabb. 141) und 4. Häutung (Textabb. 142); 3. für die

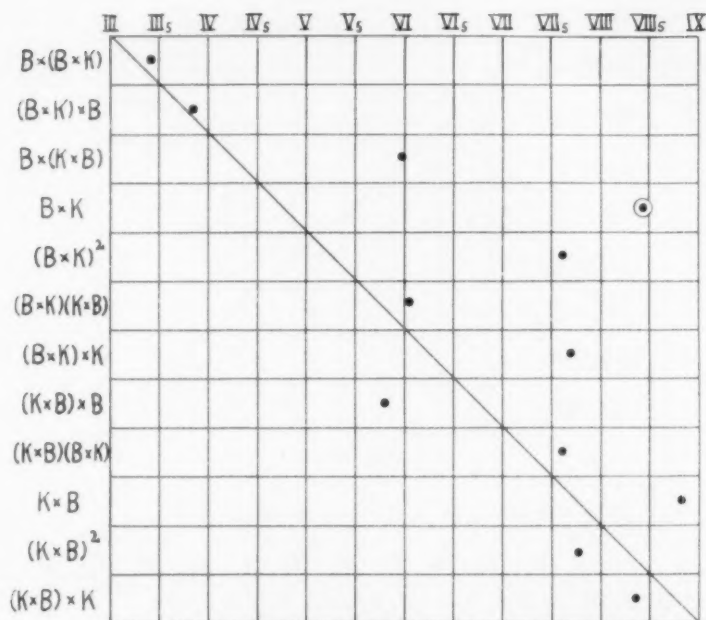


Abb. 136.

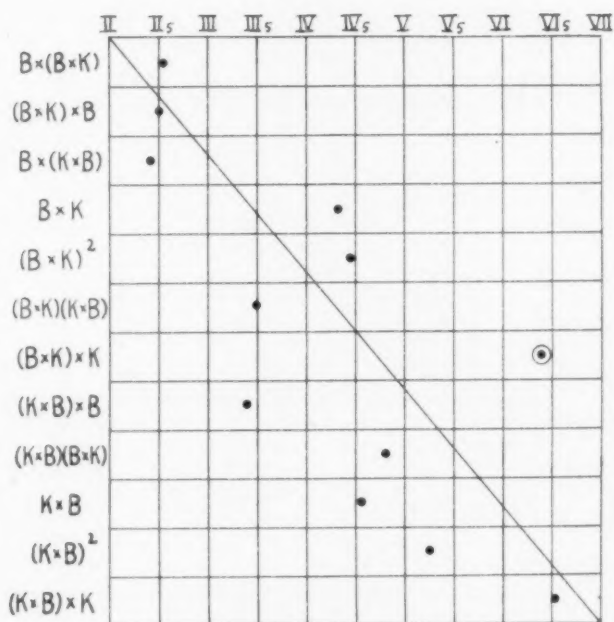


Abb. 137.

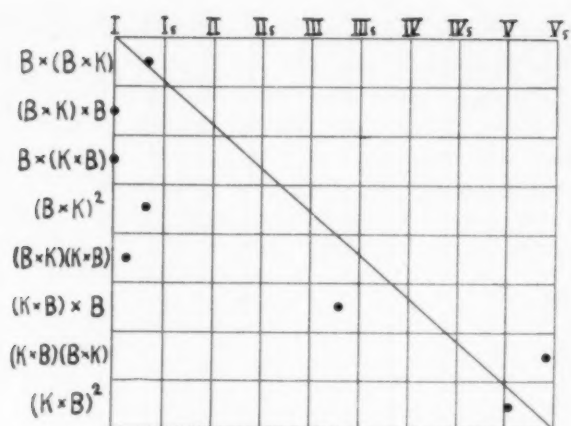


Abb. 138.

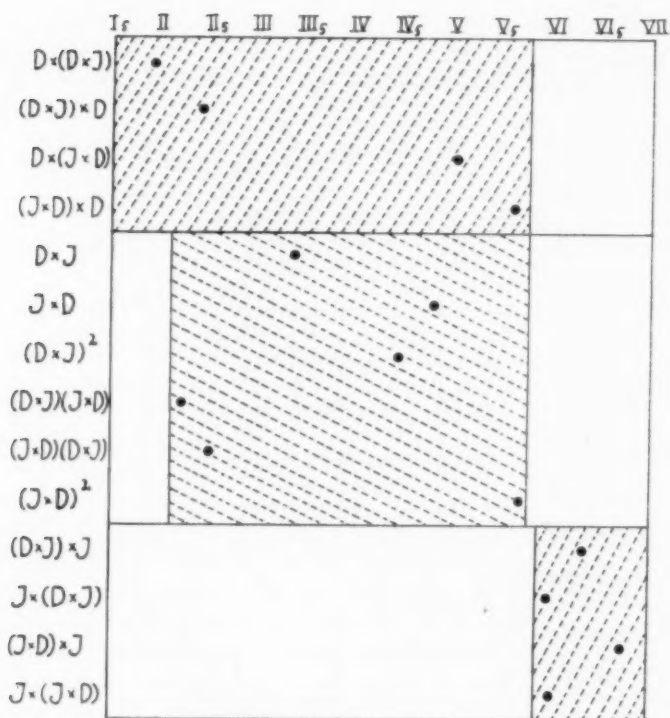


Abb. 139.

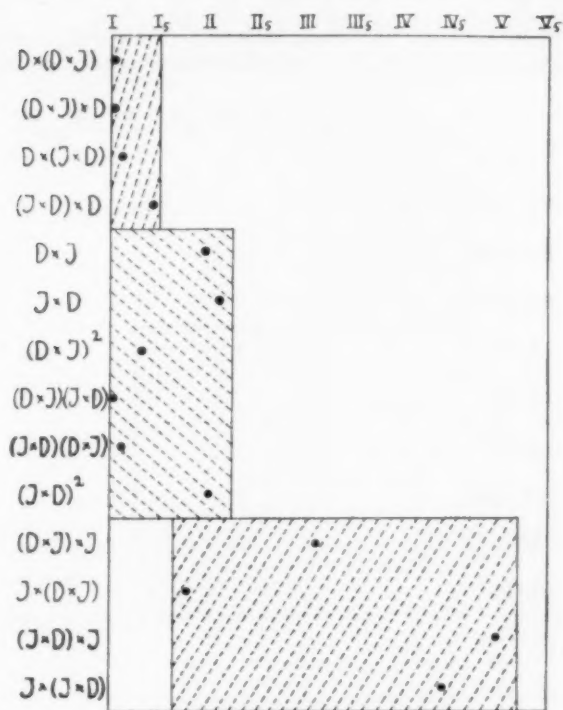


Abb. 140.

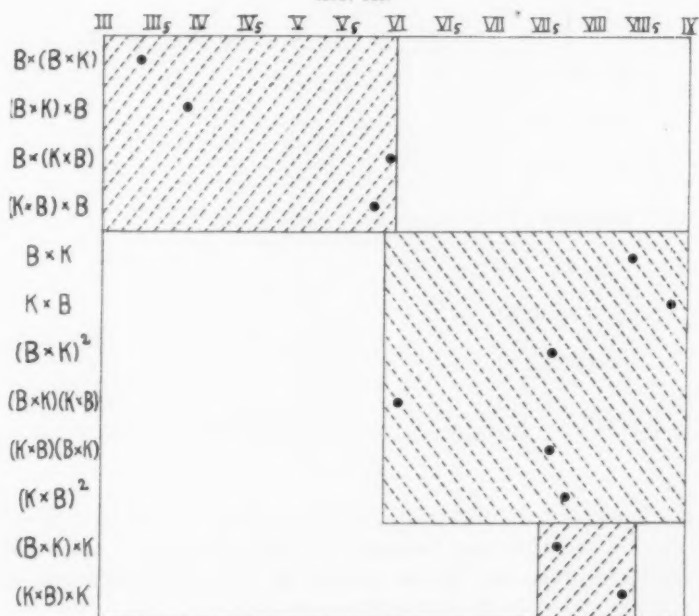


Abb. 141.

Rezessiven aa der gleichen Kreuzung nach der 2. Häutung (Textabb. 143). Diese Darstellung zeigt, daß die Areale der drei Gruppen, die die mende-

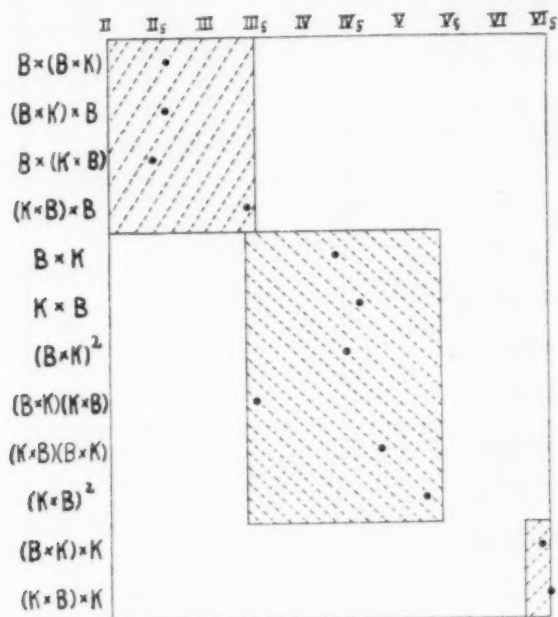


Abb. 142.

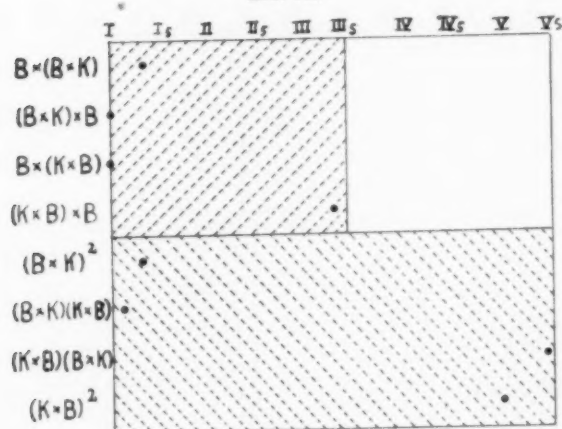


Abb. 143.

listische Interpretation erfordert, teils gut, teils weniger gut gesondert sind und in der richtigen Reihenfolge liegen, daß aber innerhalb der einzelnen Gruppen die Werte beträchtlich auseinanderliegen. Dies

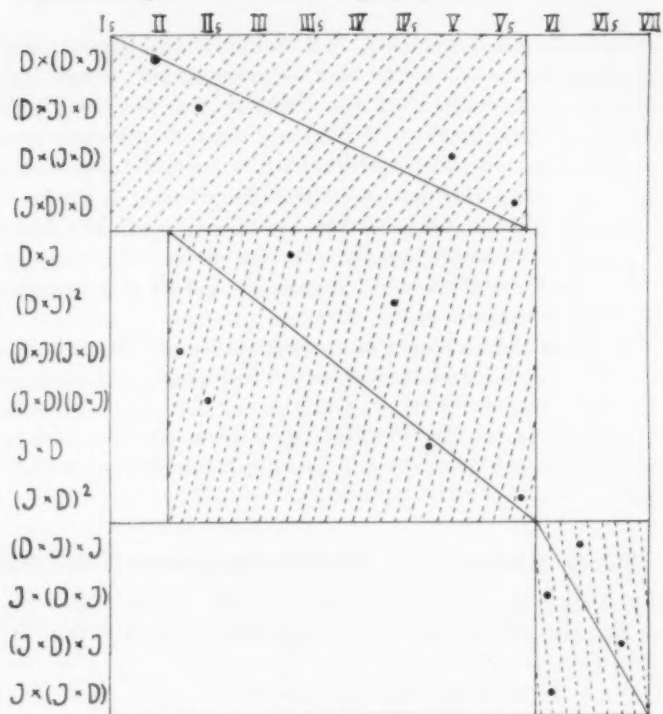


Abb. 144.

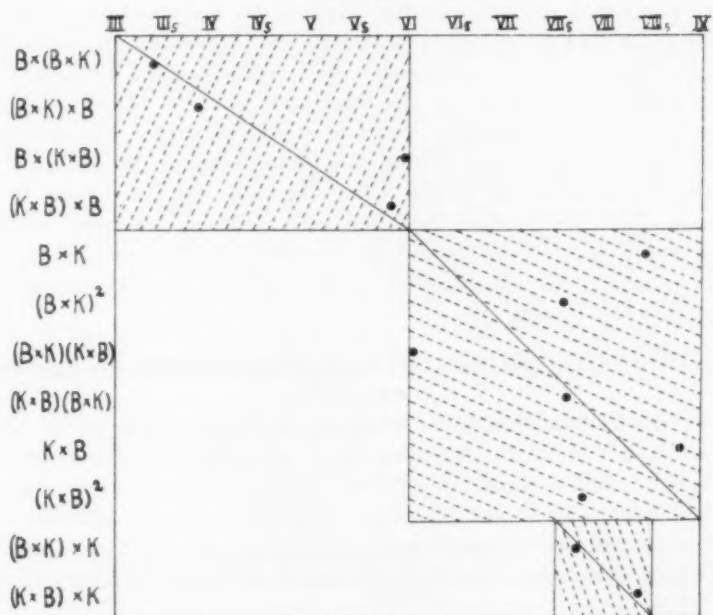


Abb. 145.

bringt nun auf den Gedanken, daß beide Erklärungsmöglichkeiten zutreffen, daß also sowohl eine Rekombination mit einem Faktor T stattfindet als auch ein Einfluß des Plasmas, der sich innerhalb jeder Kombination geltend macht. Wollen wir diese Möglichkeit graphisch darstellen, so müssen wir die Zuchten nach den drei Gruppen anordnen, innerhalb aber jeder Gruppe die Reihenfolge unserer plasmatischen Indexzahlen einhalten. Textabb. 144—145 geben nun diese Anordnung für die jungen heterozygoten Raupen der beiden Kreuzungen; wir können uns des Eindrucks nicht erwehren, daß diese Darstellung die beste Korrelation ergibt.

Alles in allem halten wir es aber doch für das Richtigeste, uns noch nicht auf die eine der drei Möglichkeiten festzulegen. Leider sind die Versuche mit ausgewählten F_2 -Individuen, die eine Entscheidung bringen könnten, bisher nie in vollständiger Serie gelungen (aus äußeren Gründen); wir hoffen aber eines Tages die Entscheidung herbeiführen zu können.

5. Einiges Material über Entwicklungsgeschwindigkeiten.

Schon frühzeitig im Verlaufe unserer Untersuchungen, bemerkten wir, daß sich die verschiedenen geographischen Rassen durch verschiedene Entwicklungsgeschwindigkeiten auszeichnen. Da sich nun auch beim Versuch der Interpretation der Resultate ergab, daß möglicherweise Entwicklungsgeschwindigkeiten eine große Rolle spielen könnten, so ergab sich als Aufgabe das Studium der Entwicklungsgeschwindigkeiten der Rassen und ihrer Bastarde, eine Arbeit, die in Anbetracht ihres Umfanges und der mühseligen und zeitraubenden Technik noch weit von ihrem Abschluß ist. Im folgenden seien die bisher vorliegenden Befunde mitgeteilt, und zwar handelt es sich zunächst um zwei Versuchsserien. 1. Die Entwicklung vom Ausschlüpfen der Raupen aus dem Ei bis zum Falter. 2. Die Überwinterung des Räupchens in der Eischale. Die Daten sind natürlich nicht nur im Interesse der hier gegebenen Fragestellung gesammelt, sondern stellen auch einen Teil der Bearbeitung des Hauptproblems, der Analyse der Erbunterschiede geographischer Rassen dar.

A. Die Entwicklungsgeschwindigkeiten vom Ausschlüpfen des Räupchens bis zum Falter.

Um die Entwicklungsgeschwindigkeiten festzustellen ist es nötig, mit möglichst konstanten Bedingungen zu arbeiten. Für Zucht bei konstanten Bedingungen fehlten die nötigen Einrichtungen, da ja gleichzeitig hunderte von Zuchten ausgeführt werden mußten. So konnten nur alle zu untersuchenden Individuen gleichzeitig im gleichen Raum gehalten werden, was für die Serie eines Jahres gleiche Temperatur-

bedingungen ergibt, Serien aus verschiedenen Jahren aber nicht vergleichbar macht. Die aufzunehmenden Rupchen wurden entweder direkt nach dem Schlupfen oder nach der 1. Hutung isoliert, je eines in gleichgroen Glasern, mit gleichem Futter und Belichtung aufgezogen und taglich kontrolliert. Als Hutungsdaten wurde der Tag notiert, an dem das Tier aus der alten Raupenhaut schlupfte. Da nur einmal im Tage kontrolliert werden konnte (dies nahm allein zu Zeiten 4–6 Stunden in Anspruch) so ist eine Fehlergrenze von 24 Stunden vorhanden. Wenn moglich wurden von einer Zucht 20–30 Einzeltiere isoliert, manchmal aber aus ueren Grunden weniger. Die so erhaltenen Daten, die nun besprochen werden sollen, sind in den Tabellen 5 des Anhangs wiedergegeben.

a) Die reinen Rassen.

Aus den im Anhang gegebenen Einzeldaten sind in der folgenden Tabelle auf S. 280 u. 281 die Mittelwerte extrahiert. (Die Serien bedeuten verschiedene Jahrgange.)

Diese Tabellen lehren uns nun uber das Verhalten der reinen Rasse folgendes: 1. Alle untersuchten Rassen zerfallen in zwei Gruppen. In der ersten Gruppe finden sich Rassen, bei denen stets alle mannlichen Raupen vier Hutungen durchmachen, die weiblichen Raupen aber teils vier, teils funf Hutungen. In der zweiten Gruppe finden sich Rassen, bei denen stets die weiblichen Raupen funf Hutungen durchmachen, die mannlichen aber entweder vier oder funf. (In den Fallen der Tabelle, in denen nur zwei Typen vorliegen, waren entweder die Zahlen sehr klein oder eine Gruppe, etwa die funfmal hutenden ♀ der Rasse Sofia, starb vor der Verpuppung.) Zur ersten Gruppe gehoren die europaischen Rassen Berlin, Delitzsch, Schneidemuhl, Tessin, Sofia, wahrscheinlich auch Massachusetts, und die japanischen Rassen Hokkaido und Kumamoto; zur zweiten Gruppe gehoren die anderen japanischen Rassen (Aomori, Ogi, Gifu) und merkwurdigerweise die sudeuropaische Rasse Fiume, bei der ein ♂ funfmal hutete¹⁾. Dem mit unseren Arbeiten uber Intersexualitat Vertrauten fallt sogleich auf, da wenn wir von dem einen Fiume ♂ absehen, in der ersten Gruppe sich alle unsere »schwachen« Rassen finden, in der zweiten Gruppe alle »starken«. Die letzteren gehoren alle der Hauptinsel Japans an.

2. Die Rassen der ersten Gruppe haben im Durchschnitt eine schnellere Entwicklung als die der zweiten. Eine Ausnahme scheint nur die Rasse Kumamoto A der dritten Serie zu machen und in der gleichen Serie die Rasse Hokkaido. Dies ruhrt daher, da beide stark

¹⁾ Wir konnen uns des Gedankens nicht erwehren, da hier ein Protokollfehler vorliegt, doch fehlt der Beweis und die Rasse starb langst aus.

| Rasse | Ge- schlecht | Häu- tungs- zahl | 1. Htg. | 2. Htg. | 3. Htg. | 4. Htg. | 5. Htg. | Pup. | Schl. | Summe |
|---------------------|-----------------|------------------------|---------|---------|---------|---------|---------|-------|-------|-------|
| 1. Serie: | | | | | | | | | | |
| Schneidemühl plus . | ♂ | 4 | 12 | 8 | 8 | 8,8 | — | 13,25 | 17 | 67,05 |
| | ♀ | 4 | 13 | 8 | 8 | 9 | — | 15 | 15 | 68 |
| Hokkaido | ♂ | 4 | 11,5 | 8,75 | 8,5 | 8,25 | — | 12,75 | 17,75 | 67,5 |
| | ♀ | 4 | 10,5 | 8 | 10 | 10 | — | 19,5 | 14 | 72 |
| | ♀ | 5 | 13 | 9 | 8 | 8 | 8 | 15 | 15 | 76 |
| Aomori | ♂ | 4 | 10,37 | 8,12 | 9,78 | 10,75 | — | 16,37 | 18,63 | 74 |
| | ♀ | 5 | 9,75 | 7,78 | 8,25 | 8,5 | 10 | 16,75 | 15,63 | 76,66 |
| Ogi | ♂ | 4 | 11,17 | 8,33 | 10 | 10,9 | — | 16,33 | 20,2 | 76,93 |
| | ♀ | 5 | 12 | 8,5 | 8,5 | 8,5 | 9,9 | 15,8 | 16,2 | 79,4 |
| Gifu | ♂ | 5 | 11,5 | 8,75 | 8,25 | 9,75 | 10,75 | 16 | 17,5 | 82,5 |
| | ♀ | 5 | 14 | 8 | 8 | 8 | 7 | 27 | 12 | 84 |
| Massachusetts . . . | ♂ | 4 | 10,71 | 8,3 | 8,43 | 9 | — | 15,43 | 18 | 69,87 |
| | ♀ | 5 | 10,75 | 8,25 | 7,15 | 7,75 | 9,5 | 15,75 | 13,75 | 72,90 |
| 2. Serie: | | | | | | | | | | |
| Kumamoto | ♂ | 4 | 9,33 | 6 | 7,66 | 10,66 | — | 15 | 17 | 65,66 |
| | ♀ | 5 | 9,5 | 6,5 | 7 | 10 | 8 | 26 | 13,5 | 80,5 |
| Fiume | ♂ | 4 | 9,9 | 7,3 | 9,1 | 11,9 | — | 18,8 | 17,7 | 74,7 |
| | ♂ | 5 | 10 | 6 | 8 | 11 | 11 | 17 | 16 | 79 |
| | ♀ | 5 | 9 | 6,6 | 7,8 | 9,2 | 11,4 | 20,4 | 14,6 | 78 |
| 3. Serie: | | | | | | | | | | |
| Kumamoto A . . . | ♂ | 4 | 10,8 | 9 | 11,4 | 12,4 | — | 30,8 | 17,8 | 92,2 |
| | ♀ | 4 | 8 | 8 | 9 | 15 | — | 27 | 16 | 83 |
| | ♀ | 5 | 10 | 8,75 | 8,25 | 11,75 | 9,75 | 33,25 | 14,25 | 96 |
| Gifu A | ♂ | 4 | 12,22 | 9 | 14,44 | 11,22 | — | 26,66 | 18,49 | 92,03 |
| | ♂ | 5 | 12,33 | 8,66 | 13,66 | 9,33 | 10,33 | 20,66 | 18,66 | 93,63 |
| | ♀ | 5 | 11,5 | 8,5 | 13 | 11 | 13 | 27,5 | 15,5 | 100 |
| Gifu B | ♂ | 4 | 12,33 | 8,66 | 13,66 | 11 | — | 26,66 | 19,33 | 91,64 |
| | ♂ | 5 | 13 | 9,2 | 12,2 | 9,2 | 10,6 | 23,8 | 18,2 | 96,2 |
| | ♀ | 5 | 10,8 | 8,8 | 11,4 | 11 | 11,8 | 26,8 | 15,4 | 96 |
| Hokkaido | ♂ | 4 | 14,6 | 9 | 12,2 | 11,2 | — | 24,4 | 18 | 89 |
| | ♀ | 4 | 14,33 | 9 | 10,33 | 9,33 | — | 31 | 14 | 88 |
| | ♀ | 5 | 16,44 | 9,56 | 11,44 | 8,66 | 12,33 | 22,33 | 13,33 | 94,9 |
| Aomori | ♂ | 4 | 14,16 | 8,16 | 11,16 | 8,83 | — | 22,66 | 18,33 | 83,30 |
| | ♂ | 5 | 14,66 | 8 | 10,66 | 7,33 | 8 | 22 | 17,66 | 88,31 |
| | ♀ | 5 | 12,7 | 8,13 | 10,9 | 8,23 | 9,4 | 25,1 | 14,7 | 89,16 |
| Ogi | ♂ | 4 | 15 | 9,33 | 11 | 8,33 | — | 27,66 | 18,66 | 90 |
| | ♂ | 5 | 14,66 | 10 | 10,16 | 7,33 | 15,33 | 20 | 18,33 | 95,81 |
| | ♀ | 5 | 14,57 | 9,57 | 10,7 | 8,86 | 16,43 | 23,14 | 15,14 | 98,41 |

| Rasse | Ge- schlecht | Häu- tungs- zahl | 1. Htg. | 2. Htg. | 3. Htg. | 4. Htg. | 5. Htg. | Pup. | Schl. | Summe |
|---------------------|-----------------|------------------------|---------|---------|---------|---------|---------|--------|-------|-------|
| Delitzsch | ♂ | 4 | 12,17 | 8,17 | 9,75 | 10,5 | — | 17,83 | 20,91 | 79,33 |
| | ♀ | 4 | 10,8 | 8,4 | 10,8 | 12,6 | — | 22,4 | 15,6 | 80,6 |
| | ♀ | 5 | 10,63 | 7,63 | 9,25 | 10 | 8,25 | 20,62 | 15,5 | 81,88 |
| Tessin | ♂ | 4 | 9,5 | 11,33 | 10,17 | 14,58 | — | 20,75 | 17,83 | 84,16 |
| | ♀ | 4 | 9 | 12 | 10 | 9 | — | 43 (!) | 15 | 98 |
| | ♀ | 5 | 9,2 | 11,27 | 9 | 9 | 15,08 | 18,73 | 14,75 | 87,03 |
| Berlin | ♂ | 4 | 10,88 | 10 | 8,75 | 9,25 | — | 20 | 16,87 | 75,75 |
| | ♀ | 4 | 8 | 10 | 10 | 6 | — | 29 | 14 | 77 |
| | ♀ | 5 | 9,33 | 9 | 9,33 | 7 | 15,33 | 18,33 | 13 | 81,32 |

4. Serie:

| | | | | | | | | | | |
|--------------------------------------|---|---|------|------|------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Hokkaido (Mutter Fünfhäuter) . . | ♂ | 4 | 11 | 6,66 | 7,66 | 12,66 | — | 16 | 14,33 | 68,31 |
| | ♀ | 4 | 11 | 6 | 7,5 | 11,5 | — | 20,5 | 14 | 70,5 |
| Ogi (beide Eltern Fünfhäuter) . . | ♂ | 4 | 11 | 8 | 9 | 14,66 | — | 18,33 | 21,66 | 82,65 |
| | ♂ | 5 | 11,5 | 7 | 8 | 12 | 10,25 | 15,75 | 23,5 | 88 |
| | ♀ | 5 | 11 | 7 | 8 | 12 | 12 | 16 | 22 | 88 |
| Ogi | ♂ | 4 | 11 | 7,33 | 8,66 | 17 | — | 17 | 22 | 83 |
| | ♂ | 5 | 11 | 7 | 7,25 | 11 | 10,75 | 16,25 | 21,5 | 84,75 |
| | ♀ | 5 | 11 | 7,57 | 7,86 | 12,57 | 11,43 | 16,57 | 21,43 | 88,43 |
| Aomori (minus) . . | ♂ | 4 | 11 | 7 | 9 | 13 | — | 20 | 22 | 82 |
| | ♂ | 5 | 11 | 7,5 | 7,5 | 10 | 10,5 | 17,5 | 22 | 86 |
| | ♀ | 5 | 11 | 6,5 | 6,5 | 11 | 11,5 | 19 | 20 | 85,5 |
| Aomori (plus) . . | ♂ | 4 | 10 | 7,83 | 9 | 14,5 | — | 18,5 | 20,17 | 80 |
| | ♀ | 5 | 10 | 7,25 | 7,75 | 10,5 | 11,25 | 18,25 | 19 | 84 |
| Berlin | ♂ | 4 | 9 | 8,71 | 7 | 10,43 | — | 15,43 | 15,43 | 66 |
| | ♀ | 4 | 8,6 | 8,6 | 8 | 11,8 | — | 16 | 12,6 | 66 |
| | ♀ | 5 | 9 | 8,5 | 7,5 | 9,75 | 9,5 | 13,75 | 13,25 | 71,25 |
| Sofia | ♂ | 4 | 11 | 7 | 7 | 12 | — | 17 | 15 | 69 |
| | ♀ | 4 | 11 | 7,5 | 8,25 | 13,25 | — | 18,25 | 15,25 | 73,5 |

flacherickkrank waren, was zu einer starken Verlangsamung der Entwicklung nach der 4. Häutung führt.

3. Die Verteilung der einzelnen Stadien auf die Gesamtentwicklungszeit ist in den verschiedenen Rassen eine ähnliche. Bis zur vierten Häutung sind die Abstände der einzelnen Stadien ziemlich gleich, wenn man Temperaturschwankungen in Rechnung setzt. Wo eine 5. Häutung stattfindet, trifft es auch für diese zu. Von der letzten Häutung bis zur Verpuppung vergeht aber ein größerer Zeitraum. Die Puppenzeit ist ceteris paribus bei den Rassen mit längerer Entwicklung länger und bei den Männchen gewöhnlich länger als bei den Weibchen. Fünfhäuter ♂ nähern sich aber der weiblichen Zeit und Vierhäuter ♀ der männlichen Zeit. In Textabb. 146 sind von den

Rassen Hokkaido, Ogi, Aomori, Berlin Wachstumskurven der vierhütigen ♂ der vierten Serie gegeben, und zwar in Prozentzahlen der

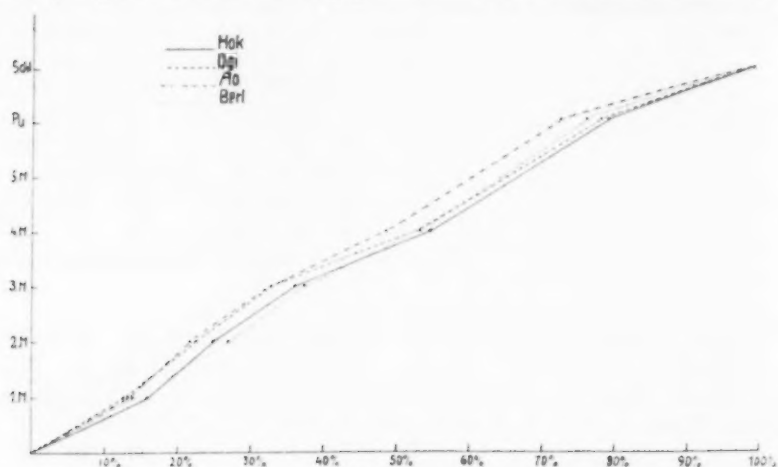


Abb. 146.

Gesamtentwicklungszeit, um die fast identische Verteilung der Entwicklungszeit auf die einzelnen Stadien bei den verschiedenen Rassen zu zeigen. Zum Vergleiche zeigt Textabb. 147 die Kurven der gleichen

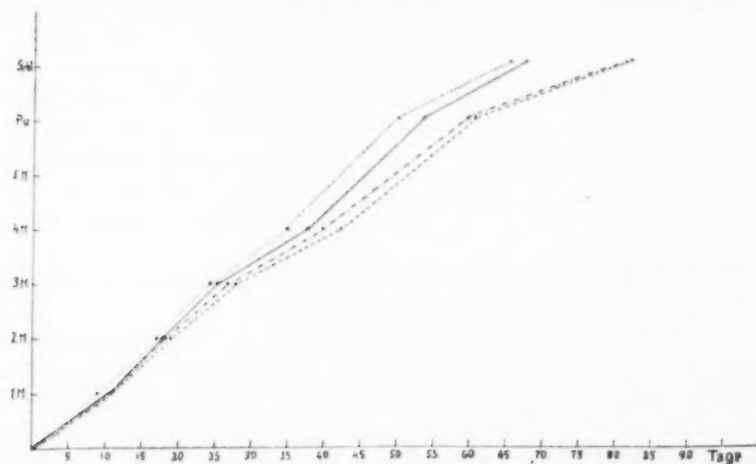


Abb. 147.

Typen bei Betrachtung der bei den Rassen typisch verschiedenen absoluten Entwicklungszeit.

4. Die Rassen Kumamoto und Fiume zeigen eine außerordentlich ähnliche Entwicklungskurve, wie Textabb. 148 zeigt, für das Ge-

schlechtsmittel; es sind dies ja die beiden Rassen, die die einfache Mendelspaltung ergaben. Leider fehlen die Kurven der Rasse Berlin

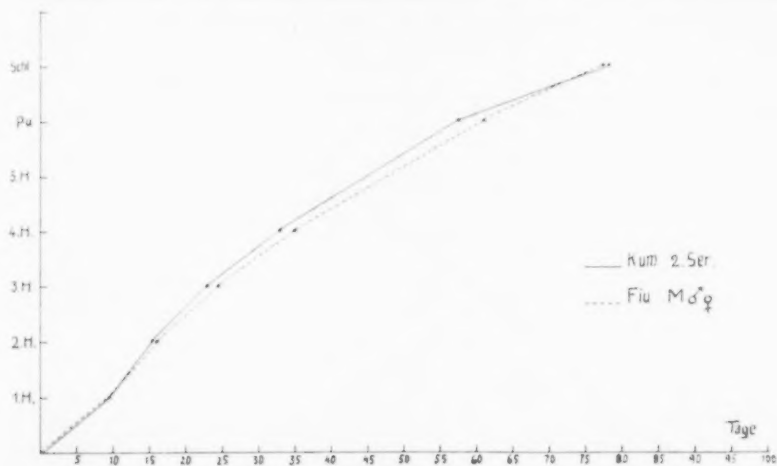


Abb. 148.

aus dem gleichen Jahrgang. In Textabb. 149 sind die Zeitkurven für die Rasse Kumamoto A und Berlin aus einem anderen Jahr (im Mittel der Geschlechter) gegeben. Die Divergenz ist beträchtlich, allerdings kommt davon ein Teil auf Konto der Flacherieerkrankung der Kumamotorasse.

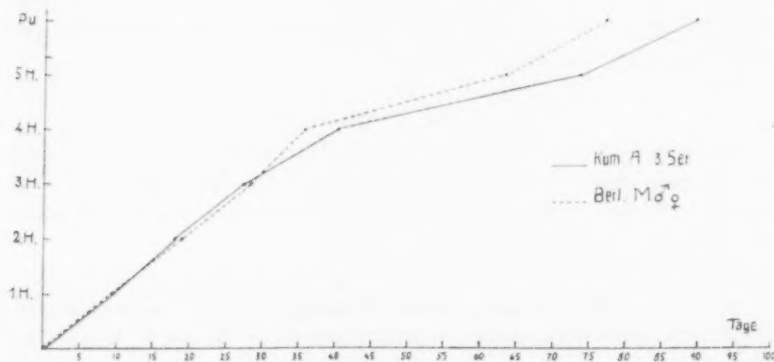


Abb. 149.

5. Wenn wir die japanischen Rassen in ihrer Verteilung von Nord nach Süd anordnen, also Hokkaido, Aomori, Ogi, Gifu, so nimmt die Entwicklungszeit in der gleichen Reihenfolge zu, wie Textabb. 150 nach der ersten Serie zeigt. Leider fehlt dabei die noch südlichere Rasse

Kumamoto. Es scheint aber nach den Ergebnissen der anderen Serien, daß sie die Reihe nicht fortsetzt, wie sie ja auch in den Intersexualitätsversuchen nicht zu den starken Rassen gehört. Die Divergenz tritt, wie die Kurven zeigen, erst in den letzten Stadien ein.

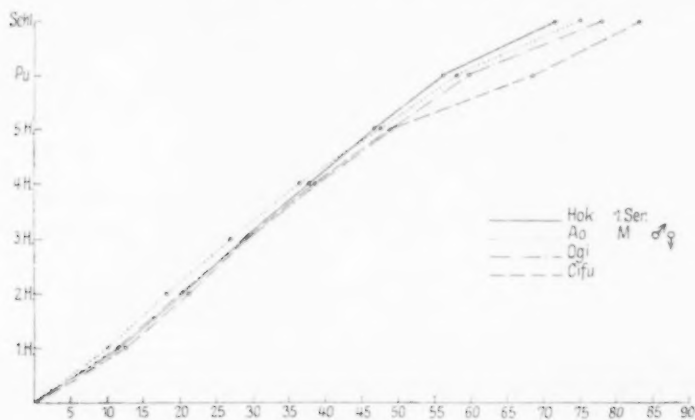


Abb. 150.

6. Unter den europäischen Rassen hatten die Südeuropäer eine längere Entwicklungszeit als die Mitteleuropäer. Siehe z. B. die Rasse Tessin gegen Berlin und Delitzsch in der dritten Serie, Schneidemühl und Massachusetts (wahrscheinlich aus Südfrankreich stammend) der ersten Serie. Es ist bemerkenswert, daß die Rassen Tessin und Massachusetts in den Intersexualitätsexperimenten zu den stärksten unter den schwachen Rassen gehören.

b) Die F_1 -Bastarde.

Hier interessieren uns zunächst die Häutungszahlen bei Kreuzung von Rassen, die sich darin unterscheiden. Die Resultate sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt, die wieder aus den Einzeltabellen des Anhangs exzerpiert ist.

Diese Tabelle zeigt uns:

1. Haben beide Rassen gleiche Häutungszahlen, dann haben auch die F_1 -Bastarde die gleichen Verhältnisse (s. z. B. Nr. 3, 5 der Tab.).
2. Haben beide Rassen verschiedene Häutungszahlen, so ist in der Regel der schnellere Typus (σ 4, ϕ 4 und 5) über den langsameren (σ 4 und 5, ϕ 5) dominant; siehe z. B. 1, 2, 4, 7, 9. Dabei sei besonders auf die Zuchten verwiesen, die durch Geschlechtsumwandlung nur σ ergaben: Hok \times Ogi und Hok \times Aomori geben nur Vierhäuter σ , Fiu \times Ogi dagegen Vier- und Fünfhäuter σ .

| Rasse | ♂ 4-Häut. | ♂ 5-Häut. | ♀ 4-Häut. | ♀ 5-Häut. | Bemerkungen |
|------------------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------------------------|
| 1. Hokkaido | + | | + | + | |
| Aomori | + | + | | + | |
| F ₁ Hok. × Aomori . . . | + | | | | nur ♂ (Umwandlung). |
| 2. Massachusetts . . . | + | | | + | wahrscheinl. auch ♀ Vierhäuter |
| Ogi | + | + | | + | |
| F ₁ Mass. × Ogi . . . | + | | + | + | ♀ intersex. |
| 3. Fiume | + | + | | + | |
| Ogi | + | + | | + | |
| F ₁ Fiume × Ogi . . . | + | + | | | nur ♂ (Umwandlung). |
| F ₁ Ogi × Fiume . . . | + | + | | + | |
| 4. Kumamoto A . . . | + | | + | + | |
| Gifu A | + | + | | + | |
| F ₁ Kum. A × Gifu A . . | + | | + | + | |
| 5. Kumamoto A . . . | + | | + | + | |
| Tessin | + | | + | + | |
| F ₁ Kum. × Tessin . . . | + | | + | + | |
| Tessin × Kum. . . . | + | | + | + | |
| 6. Kumamoto | + | | + | + | |
| Ogi | + | + | | + | |
| F ₁ Kum. × Ogi . . . | + | | + | + | ♂ fehlen zufällig. |
| Ogi × Kum. | + | + | + | + | |
| 7. Berlin | + | | + | + | |
| Gifu A | + | + | | + | |
| F ₁ Berlin × Gifu A . . | + | | + | + | |
| Gifu A × Berlin . . . | + | | + | + | |
| 8. Gifu A | + | + | | + | |
| Tessin | + | | + | + | |
| F ₁ Gifu A × Tessin . . | + | | | + | kleine Zahlen. |
| 9. Hokkaido | + | | + | + | |
| Ogi | + | + | | + | |
| F ₁ Hok. × Ogi . . . | + | | | | nur ♂ (Umwandlung). |
| Ogi × Hok. | + | | + | + | |

3. In einem Falle Nr. 6 Ogi × Kumamoto wurde diese Dominanz nicht gefunden. Es erschienen Männchen und Weibchen beide als Vier- und Fünfhäuter, was man als intermediäre Vererbung bezeichnen könnte.

4. Reziproke Kreuzungen scheinen sich identisch zu verhalten.

Ein zweiter Punkt ist das Verhalten der gesamten Entwicklungszeit. Auch dafür sind die Mittelwerte in der folgenden Tabelle zusammengestellt, wobei zunächst solche Zuchten aufgezählt sind (1—3), für die P- und F₁-Zuchten im gleichen Jahre statistisch aufgenommen wurden;

dann reziproke F_1 von Rassen, deren Differenz aus der Aufnahme anderer Jahrgänge hervorgeht.

| Rasse | M ♂ 4-Ht. | M ♂ 5-Ht. | M ♀ 4-Ht. | M ♀ 5-Ht. | M ♂ + ♀ | Serie | Bemerkungen |
|-----------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|---------|-------|--------------------|
| 1. Mass. | 69,87 | — | — | 72,90 | 71,38 | 1. | |
| Ogi | 76,93 | — | — | 79,7 | 78,3 | | |
| F_1 Mass. \times Ogi . | 72,07 | — | 70,5 | 76,4 | 73 | | ♀ Intersex. |
| 2. Hokkaido . . . | 67,5 | — | 72 | 76 | 71,66 | 1. | |
| Aomori | 74 | — | — | 76,66 | 75,32 | | |
| F_1 Hok. \times Ao. . | 71,03 | — | — | — | — | | nur ♂ (Umwandlung) |
| 3. Hokkaido . . . | 68,33 | — | 70,5 | — | 69,42 | 4. | |
| Ogi | 83 | 84,75 | — | 88,43 | 85,4 | | |
| F_1 Hok. \times Ogi . | 75 | — | — | — | — | | nur ♂ (Umwandlung) |
| Ogi \times Hok. . . . | 71,66 | — | 66,75 | 73,28 | 72,66 | | |
| 4. Fiu. \times Ogi . . | 77,4 | 76,33 | — | — | — | 2. | nur ♂ (Umwandlung) |
| Ogi \times Fiu. . . . | 73,75 | 74 | — | 70 | — | | |
| 5. Kum. \times Gifu A . | 81 | — | 76 | 89 | 82 | | |
| Gifu A \times Kum. . | 80 | — | — | — | — | | nur ♂ erhalten |
| 6. Kum. \times Tess. . | 80 | — | 77 | 88 | 81,6 | 4. | |
| Tess. \times Kum. . . | 71 | — | 72,5 | 82 | 75 | | |
| 7. Kum. \times Ogi . . | 85 | — | — | 82 | 83,5 | 4. | |
| Ogi \times Kum. . . . | 79,33 | 84,5 | 65 | 85 | 78,5 | | |
| 8. Berlin \times Gifu A . | 81,25 | — | 76,25 | 88 | 81,66 | 4. | |
| Gifu A \times Berlin . | 74,2 | — | 68,4 | 74,12 | 72,3 | | |
| Berlin | 66 | — | 66 | 71 | 67,66 | | |

Diese Tabelle zeigt, 1. daß die Entwicklungszeit der F_1 -Individuen in der Regel zwischen der der Elternrassen liegt mit etwas Dominanz der schneller entwickelnden Rasse (s. Nr. 1, 3).

2. Daß reziproke Kreuzungen keinerlei Matroklie zeigen (Nr. 3, 8 sind patroklin, 6 matroklin).

c) F_2 und Rückkreuzungen.

Auch hier wollen wir zunächst wieder das Verhalten der Häutungszahlen in drei Serien betrachten, nämlich Kreuzungen der Rassen Fiume und Gifu, beide mit ♂ Vier- und Fünfhäutern, ♀ Fünfhäutern, sodann Kreuzungen der Rassen Fiume und Kumamoto, erstere mit ♂ Vier- und Fünfhäutern und ♀ Fünfhäutern, letztere mit ♂ Vierhäutern und ♀ Vier- und Fünfhäutern, sodann Kreuzungen zwischen Hokkaido und Aomori, wie die vorhergehende sich verhaltend. Auch hier seien die Befunde in Tabellenform gegeben.

Diese Tabelle zeigt 1. daß wenn beide Eltern den gleichen Häutungstypus haben, auch in F_2 und Rückkreuzungen kein anderer Typus

| Rasse | ♂ 4-Ht. | ♂ 5-Ht. | ♀ 4-Ht. | ♀ 5-Ht. | Bemerkungen |
|---|---------|---------|---------|---------|---|
| 1. Fiume | + | + | | + | |
| Gifu | + | + | | + | |
| Fiu. \times (Gifu \times Fiu.) . . | + | + | | + | |
| Gifu \times Fiu.) \times Fiu. . . | | | | + | nur ♀ (Umwandlungs ♀) |
| Fiu. \times (Fiu. \times Gifu) . . | + | + | | + | |
| (Gifu \times Fiu.) ² | + | + | | + | |
| 2. Kumamoto | + | | + | + | |
| Fiume | + | + | | + | |
| (Fiu. \times Kum.) \times Kum. . . | + | | | + | |
| Fiu. \times (Fiu. \times Kum.) . . | + | + | | + | |
| Kum. \times (Kum. \times Fiu.) . . | + | | | + | |
| Kum. \times (Fiu. \times Kum.) . . | + | | | + | |
| (Kum. \times Fiu.) \times Fiu. . . | + | + | | + | |
| (Fiu. \times Kum.) \times Fiu. . . | + | | + | + | |
| (Kum. \times Fiu.) ² | + | + | | + | |
| Fiu. \times Kum.) ² | + | + | | + | |
| 3. Aomori | + | + | | + | |
| Hokkaido | + | | + | + | |
| (Ao. \times Hok.) ² | + | | + | + | ¹ / ₃ der ♀ sind Umwandl.-♀ |

auftritt. 2. Wenn beide Eltern verschiedene Häutungstypen haben, erhalten wir Kreuzungsergebnisse, die zwar eine beträchtliche Regelmäßigkeit zeigen, aber sicher nicht einem einfachen Mendelverhalten entsprechen. Bei den Kreuzungen Kumamoto \times Fiume zeigen alle drei Rückkreuzungen vom Typus $(D \times R) \times R$ nur Vierhäuter ♂ und Fünfhäuter ♀. Von den Rückkreuzungen vom Typus $(D \times R) \times R$ zeigen zwei das Verhalten der Fiumerasse, eine das Verhalten der Kumamotorasse; und die beiden reziproken F_2 verhalten sich beide wie die Fiumerasse.

Und ganz analog verhält sich die F_2 -Zucht aus Aomori \times Hokkaido ganz wie die Hokkaidorasse. Hier ist also noch viel aufzuklären.

Was die Entwicklungszeit betrifft, so liegt eine größere F_2 -Serie nur für die Kreuzung (Ao. \times Hok.²) vor. Die exakten Daten finden sich in Tabelle 5 Nr. 53 (Anhang S. 335) vor. Es ist dazu zu bemerken, daß hier die Hälfte der ♂ in ♀ umgewandelt sind. Wenn wir die Entwicklungszeit der ♀ in eine Frequenzreihe anordnen, so erhalten wir die folgende Reihe:

| | | | | | | | | | | | | |
|---------------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| Entwicklungszeit in Tagen | 76 | 77 | 78 | 79 | 80 | 81 | 82 | 83 | 84 | 85 | 86 | 87 |
| Frequenz | 1 | 2 | 3 | 4 | 6 | 2 | 5 | 7 | 6 | 1 | 3 | 1. |

Dies sieht in der Tat nach einer Spaltung aus, ohne daß sich im Augenblick darüber mehr sagen läßt.

Alles in allem zeigen die in diesem Abschnitt gegebenen Daten, daß zwar die verschiedenen geographischen Rassen sich erblich in bezug auf Häutungszahlen und Entwicklungsgeschwindigkeit unterscheiden, daß diese Daten auch bestimmte Beziehungen zum Verbreitungsgebiet zeigen, daß aber eine genaue Analyse des Erbanges bisher noch nicht gelang.

B. Die Überwinterungszeit.

Die Eier des Schwammspinners entwickeln sich nach der Ablage innerhalb etwa 6 Wochen zu einem jungen Räupchen, das in der Eischale eingerollt überwintert, um im Frühjahr die Schale zu durchbrechen und auszuschlüpfen. Es fiel mir nun auf, daß das Ausschlüpfen im Frühjahr bei verschiedenen Rassen und ihren Bastarden zu typisch verschiedener Zeit erfolgte. So schlüpften etwa 1921 alle Zuchten am 1. April mit Ausnahme von 12 Zuchten, die eine Woche später kamen. Alle 12 waren Kreuzungen mit der Rasse Tessin. Im Laufe der Jahre wurde in dieser Richtung ein großes Material angehäuft, das aufzuführen aber keinen Zweck hat, da es nur als Ausgangspunkt für exakte Untersuchungen in Betracht kommt. Solche wurden denn auch mehrfach durchgeführt, meist aber dann wieder durch äußere Gewalt vereitelt (z. B. Streiks, während deren keine konstante Temperatur zu erhalten war). Im Winter 1920/21 konnte aber eine Versuchsserie durchgeführt werden, die sehr bemerkenswerte Resultate ergab.

Es handelt sich zunächst um drei Probleme: 1. Ist die Zeitdauer der Überwinterung einfach eine Funktion der Temperatur? 2. Verhalten sich geographische Rassen verschieden? 3. Wie wird eine eventuelle Verschiedenheit vererbt? Zum Zwecke der Untersuchung wurden Gelege, die in der gleichen Woche im Juli 1920 abgelegt waren bis 1. Januar 1921 unter natürlichen Bedingungen im Freien gelassen. Die Temperaturwirkung war also für alle identisch. Am 1. I. 21 wurden dann sämtliche Eier nach Reinigung von den Haaren des »Schwammes« in Glasröhrchen in konstante Temperatur von 0—1° gebracht. Hiervon wurden dann je eine Anzahl Eier am 1. Januar, 1. Februar, 1. März isoliert und konstanter Temperatur von 11°, 21°, 31° ausgesetzt und täglich die Zahl der geschlüpften Räupchen kontrolliert. Die Temperatur von 31° erwies sich dabei als zu hoch. In den meisten Proben schlüpfte kein einziges Individuum, nur in vier Einzelfällen schlüpften sieben Individuen. In der niederen Temperatur (0—1°) blieben die Eier bis zum 20. Juli, also 200 Tage, ohne daß eines schlüpfte. In die Wärme gebracht, schlüpfte dann alles innerhalb von drei Tagen. Im folgenden seien zunächst die Daten für 11° und 21° gegeben, nämlich die Zahl von Tagen, nach denen das Schlüpfen eintrat.

1. Rasse *Kumamoto A.*

a) *Eingesetzt am 1. I. 21.*

| | | | | | | | | | | |
|-----------|-----------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 11° | Tage: | 46 | 47 | 48 | 49 | 50 | 51 | 52 | 53 | 58 |
| | Individuenzahl: | 1 | 1 | 1 | 1 | 4 | 1 | 2 | 2 | 1 |
| M = 50,6. | | | | | | | | | | |
| 21° | Tage: | 16 | 18 | 19 | 21 | 22 | 24 | 25 | | |
| | Individuenzahl: | 2 | 2 | 5 | 3 | 1 | 1 | 1 | | |
| M = 19,8. | | | | | | | | | | |

b) *Eingesetzt am 1. II. 21.*

| | | | | | | | | | | |
|-----------|-----------------|----|----|----|----|----|----|----|--|--|
| 11° | Tage: | 34 | 37 | 38 | 39 | 40 | 41 | 42 | | |
| | Individuenzahl: | 4 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | | |
| M = 37,5. | | | | | | | | | | |
| 21° | Tage: | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | | | |
| | Individuenzahl: | 2 | 2 | 4 | 1 | 5 | 1 | | | |
| M = 13,5. | | | | | | | | | | |

c) *Eingesetzt am 1. III. 21.*

| | | | | | | | | | | |
|-----------|-----------------|----|----|----|----|----|----|--|--|--|
| 11° | Tage: | 28 | 29 | 30 | 31 | 33 | 35 | | | |
| | Individuenzahl: | 1 | 1 | 2 | 2 | 1 | 1 | | | |
| M = 30,9. | | | | | | | | | | |
| 21° | Tage: | 10 | 12 | 13 | 14 | | | | | |
| | Individuenzahl: | 2 | 5 | 5 | 2 | | | | | |
| M = 12,4. | | | | | | | | | | |

d) *Eingesetzt am 1. IV. 21.*

| | | | | | | | | | | |
|---------|-----------------|----|----|----|----|----|----|--|--|--|
| 11° | Tage: | 19 | 21 | 23 | 24 | 25 | 26 | | | |
| | Individuenzahl: | 1 | 1 | 1 | 3 | 6 | 1 | | | |
| M = 24. | | | | | | | | | | |
| 21° | Tage: | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 14 | | | |
| | Individuenzahl: | 5 | 4 | 4 | 3 | 4 | 1 | | | |
| M = 10. | | | | | | | | | | |

2. Rasse *Gifu A.*

a) *Eingesetzt am 1. I. 21.*

| | | | | | | | | | | |
|-----------|-----------------|----|----|----|----|--|--|--|--|--|
| 11° | Tage: | 39 | 43 | 45 | 48 | | | | | |
| | Individuenzahl: | 1 | 2 | 1 | 4 | | | | | |
| M = 45,3. | | | | | | | | | | |
| 21° | Tage: | 15 | 16 | 17 | 18 | | | | | |
| | Individuenzahl: | 2 | 1 | 1 | 1 | | | | | |
| M = 16,2. | | | | | | | | | | |

b) *Eingesetzt am 1. II. 21.*

| | | | | | | | | | | |
|-----------|-----------------|----|----|----|----|----|--|--|--|--|
| 11° | Tage: | 34 | | | | | | | | |
| | Individuenzahl: | 3 | | | | | | | | |
| M = 34. | | | | | | | | | | |
| 21° | Tage: | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | | | | |
| | Individuenzahl: | 1 | 2 | 3 | 2 | 2 | | | | |
| M = 12,2. | | | | | | | | | | |

c) *Eingesetzt am 1. III. 21.*

| | | | | | | | | | | |
|-----------|-----------------|----|--|--|--|----|----|--|--|--|
| 11° | Tage: | 32 | | | | | | | | |
| | Individuenzahl: | 1 | | | | | | | | |
| M = 32. | | | | | | | | | | |
| 21° | Tage: | | | | | 12 | 13 | | | |
| | Individuenzahl: | | | | | 1 | 1 | | | |
| M = 12,5. | | | | | | | | | | |

$M = 12.7.$

c) *Eingesetzt am 1. III. 21.*

| | | | | | | | | |
|-----------------|-----------------|----|----|----|----|----|----|----|
| 11 ^o | Tage: | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 |
| | Individuenzahl: | 3 | 4 | 4 | 8 | 6 | 4 | 1 |

M = 30,9.

| | | | | | | | |
|-----------------|-----------------|---|----|----|----|----|----|
| 21 ^o | Tage: | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 15 |
| | Individuenzahl: | 1 | 23 | 15 | 7 | 2 | 3 |

M = 10,9.

d) *Eingesetzt am 1. IV. 21.*

| | | | | | | | | | | |
|-----------------|-----------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 11 ^o | Tage: | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 28 |
| | Individuenzahl: | 6 | 9 | 6 | 3 | 6 | 7 | 1 | 1 | 1 |

M = 21,8.

| | | | | | | | |
|-----------------|-----------------|---|----|---|----|----|----|
| 21 ^o | Tage: | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 |
| | Individuenzahl: | 7 | 20 | 3 | 3 | 1 | 2 |

M = 8,4.

5. Rasse *Amori*.

a) *Eingesetzt am 1. I. 21.*

| | | | | | | | | | | | | |
|-----------------|-----------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 11 ^o | Tage: | 43 | 44 | 45 | 46 | 47 | 48 | 49 | 50 | 52 | 54 | 55 |
| | Individuenzahl: | 2 | 3 | 2 | 3 | 4 | 3 | 2 | 3 | 1 | 1 | 1 |

M = 47,5.

| | | | | | | | | |
|-----------------|-----------------|----|----|----|----|----|----|----|
| 21 ^o | Tage: | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 |
| | Individuenzahl: | 1 | 6 | 17 | 9 | 6 | 4 | 5 |

M = 16.

b) *Eingesetzt am 1. II. 21.*

| | | | | | | | | | |
|-----------------|-----------------|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 11 ^o | Tage: | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 39 | 43 | 44 |
| | Individuenzahl: | 3 | 5 | 3 | 3 | 3 | 2 | 2 | 1 |

M = 36,4.

| | | | | | | | | | |
|-----------------|-----------------|---|----|----|----|----|----|----|----|
| 21 ^o | Tage: | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 15 | 18 | 24 |
| | Individuenzahl: | 5 | 1 | 13 | 33 | 14 | 1 | 1 | 1 |

M = 12,1.

c) *Eingesetzt am 1. III. 21.*

| | | | | | | | | | | |
|-----------------|-----------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 11 ^o | Tage: | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 36 |
| | Individuenzahl: | 4 | 6 | 12 | 6 | 11 | 3 | 6 | 1 | 2 |

M = 30,3.

| | | | | | |
|-----------------|-----------------|---|----|----|----|
| 21 ^o | Tage: | 9 | 10 | 11 | 12 |
| | Individuenzahl: | 2 | 18 | 18 | 4 |

M = 10,6.

d) *Eingesetzt am 1. IV. 21.*

| | | | | | | | | | | |
|-----------------|-----------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 11 ^o | Tage: | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 |
| | Individuenzahl: | 3 | 7 | 15 | 8 | 4 | 5 | 1 | 2 | 2 |

M = 20,9.

| | | | | | | | |
|-----------------|-----------------|---|----|----|---|----|----|
| 21 ^o | Tage: | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 12 |
| | Individuenzahl: | 3 | 17 | 37 | 5 | 4 | 2 |

M = 8,0.

6. Rasse *Delitzsch*.

a) *Eingesetzt am 1. I. 21.*

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------------|-----------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 11 ^o | Tage: | 44 | 45 | 46 | 47 | 48 | 50 | 51 | 53 | 54 | 55 | 58 | 59 | 61 | 63 | 64 | 66 | 67 |
| | Individuenzahl: | 5 | 1 | 1 | 1 | 3 | 4 | 8 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 |

M = 52,8.

| | | | |
|-----|---|-----------------|---|
| 21° | { | Tage: | 14 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 33 38 40 |
| | { | Individuenzahl: | 1 6 6 4 17 4 8 2 4 6 3 2 4 1 2 1 1 1 |
| | | | M = 21,5. |

b) *Eingesetzt am 1. II. 21.*

| | | | |
|-----|---|-----------------|--|
| 11° | { | Tage: | 33 34 36 37 38 39 40 41 42 43 45 47 51 |
| | { | Individuenzahl: | 2 7 1 8 6 10 3 3 1 2 1 1 1 |
| | | | M = 38,4. |

| | | | |
|-----|---|-----------------|---|
| 21° | { | Tage: | 10 11 12 13 14 15 16 17 19 20 22 24 25 31 |
| | { | Individuenzahl: | 1 4 1 4 4 7 9 9 4 2 3 1 2 1 |
| | | | M = 16,6. |

c) *Eingesetzt am 1. III. 21.*

| | | | |
|-----|---|-----------------|-------------------------------------|
| 11° | { | Tage: | 27 28 29 30 31 32 33 34 35 37 39 40 |
| | { | Individuenzahl: | 5 11 15 11 8 3 8 4 1 3 1 2 |
| | | | M = 30,8. |

| | | | |
|-----|---|-----------------|---|
| 21° | { | Tage: | 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 21 24 |
| | { | Individuenzahl: | 3 6 7 9 4 8 4 4 3 3 1 1 2 1 |
| | | | M = 12,8. |

d) *Eingesetzt am 1. IV. 21.*

| | | | |
|-----|---|-----------------|----------------------------|
| 11° | { | Tage: | 17 18 19 20 21 22 23 24 25 |
| | { | Individuenzahl: | 13 18 32 13 4 3 4 5 7 |
| | | | M = 19,7. |

| | | | |
|-----|---|-----------------|-----------------------|
| 21° | { | Tage: | 5 6 7 8 9 10 11 12 14 |
| | { | Individuenzahl: | 1 9 17 10 12 7 5 5 3 |
| | | | M = 8,6. |

7. F₁ *Delitzsch* × *Gifu* A.a) *Eingesetzt am 1. I. 21.*

| | | | |
|-----|---|-----------------|--|
| 11° | { | Tage: | 34 35 37 38 39 40 43 44 45 46 47 48 50 |
| | { | Individuenzahl: | 1 1 1 1 2 1 2 3 1 5 1 1 2 |
| | | | 52 53 54 55 56 57 58 |
| | | | 1 1 1 1 1 2 1 |
| | | | M = 46,4. |

| | | | |
|-----|---|-----------------|---|
| 21° | { | Tage: | 9 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 27 |
| | { | Individuenzahl: | 1 1 3 5 7 8 5 2 2 4 2 1 3 4 1 2 3 |
| | | | M = 17,4. |

b) *Eingesetzt am 1. II. 21.*

| | | | |
|-----|---|-----------------|-------------------------------------|
| 11° | { | Tage: | 30 31 32 33 34 35 36 37 38 40 41 42 |
| | { | Individuenzahl: | 6 3 5 2 1 2 4 3 5 1 2 1 |
| | | | M = 34,6. |

| | | | |
|-----|---|-----------------|----------------------------|
| 21° | { | Tage: | 10 11 12 13 14 15 16 17 18 |
| | { | Individuenzahl: | 5 6 6 1 5 4 1 6 4 |
| | | | M = 13,7. |

c) *Eingesetzt am 1. III. 21.*

| | | | |
|-----|---|-----------------|-------------------------|
| 11° | { | Tage: | 27 28 29 30 31 32 33 34 |
| | { | Individuenzahl: | 5 4 1 3 3 3 2 3 |
| | | | M = 30,1. |

| | | | |
|-----|---|-----------------|--------------------------------|
| 21° | { | Tage: | 7 8 9 10 11 12' 13 14 15 16 17 |
| | { | Individuenzahl: | 1 10 7 4 3 5 3 2 1 1 1 |
| | | | M = 10,5. |

d) *Eingesetzt am 1. IV. 21.*

| | | | |
|-----|---|-----------------|----------------------------|
| 11° | { | Tage: | 16 17 18 19 20 21 22 24 25 |
| | { | Individuenzahl: | 2 6 6 8 6 2 1 4 3 |
| | | | M = 19,7. |

$M = 7.2$

a) Eingesetzt am 1. I. 21.

$$M = 43.5.$$
$$M = 15,7.$$
$$M = 33.7.$$
$$M = 11.5.$$
$$M = 28,3.$$
$$M = 19.$$
 $M = 7.3.$

a) *Eingesetzt am 1. I. 21.*

 $M = 49.3$ $M = 21.8.$
$$M = 35,8.$$
 $M = 16.1$
$$M = 30.2.$$
 $M = 12.1.$

d) *Eingesetzt am 1. IV. 21.*

| | | | | | | | | | |
|-----|---|-----------------|----|----|----|----|----|----|----|
| 11° | { | Tage: | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 25 |
| | { | Individuenzahl: | 1 | 4 | 6 | 2 | 2 | 1 | 1 |

M = 19,5.

| | | | | | | |
|-----|---|-----------------|---|---|---|----|
| 21° | { | Tage: | 7 | 8 | 9 | 10 |
| | { | Individuenzahl: | 5 | 9 | 3 | 4 |

M = 8,3.

10. F₁ *Delitzsch* × *Kumamoto*.a) *Eingesetzt am 1. I. 21.*

| | | | | | | | | | | | |
|-----|---|-----------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 11° | { | Tage: | 51 | 52 | 54 | 56 | 57 | 58 | 59 | 60 | 61 |
| | { | Individuenzahl: | 3 | 3 | 2 | 2 | 4 | 1 | 2 | 1 | 2 |

M = 55,8.

| | | | | | | | | | | | |
|-----|---|-----------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 21° | { | Tage: | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 28 | 29 |
| | { | Individuenzahl: | 1 | 2 | 5 | 1 | 4 | 2 | 2 | 2 | 1 |

M = 23,9.

b) *Eingesetzt am 1. II. 21.*

| | | | | | | | | |
|-----|---|-----------------|----|----|----|----|----|----|
| 11° | { | Tage: | 36 | 37 | 38 | 39 | 42 | 43 |
| | { | Individuenzahl: | 1 | 2 | 4 | 3 | 1 | 1 |

M = 38,7.

| | | | | | | | | |
|-----|---|-----------------|----|----|----|----|----|----|
| 21° | { | Tage: | 13 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 |
| | { | Individuenzahl: | 2 | 8 | 2 | 3 | 1 | 3 |

M = 16.

c) *Eingesetzt am 1. III. 21.*

| | | | | | | | |
|-----|---|-----------------|----|----|----|----|----|
| 11° | { | Tage: | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 |
| | { | Individuenzahl: | 2 | 6 | 3 | 5 | 2 |

M = 30,9.

| | | | | | | | | | |
|-----|---|-----------------|----|----|----|----|----|----|----|
| 21° | { | Tage: | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 18 |
| | { | Individuenzahl: | 1 | 3 | 3 | 3 | 1 | 1 | 1 |

M = 13,6.

d) *Eingesetzt am 1. IV. 21.*

| | | | | | | | | | | | |
|-----|---|-----------------|----|----|--|--|--|----|----|---|----|
| 11° | { | Tage: | 18 | 19 | | | | 7 | 8 | 9 | 10 |
| | { | Individuenzahl: | 1 | 3 | | | | 15 | 10 | 2 | 2 |

M = 18,8.

M = 7,7.

11. F₁ *Kumamoto* × *Aomori*.a) *Eingesetzt am 1. I. 21.*

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|---|-----------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 11° | { | Tage: | 38 | 39 | 41 | 42 | 43 | 44 | 45 | 46 | 47 | 48 | 49 | 50 | 51 | 52 | 53 | 55 |
| | { | Individuenzahl: | 2 | 2 | 2 | 2 | 4 | 2 | 6 | 7 | 4 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 |

M = 45,7.

| | | | | | | | | | | | | |
|-----|---|-----------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 21° | { | Tage: | 12 | 13 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 22 | 23 |
| | { | Individuenzahl: | 3 | 2 | 11 | 5 | 4 | 9 | 14 | 2 | 1 | 1 |

M = 17,1.

b) *Eingesetzt am 1. II. 21.*

| | | | | | | | | | |
|-----|---|-----------------|----|----|----|----|----|----|----|
| 11° | { | Tage: | 30 | 32 | 33 | 34 | 35 | 42 | 43 |
| | { | Individuenzahl: | 1 | 1 | 7 | 10 | 1 | 1 | 4 |

M = 35,3.

| | | | | | | | | |
|-----|---|-----------------|----|----|----|----|----|----|
| 21° | { | Tage: | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 |
| | { | Individuenzahl: | 5 | 9 | 4 | 4 | 3 | 1 |

M = 11,8.

c) *Eingesetzt am 1. III. 21.*

| | | | | | | | | | | |
|-----|-----------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 11° | Tage: | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 |
| | Individuenzahl: | 5 | 9 | 14 | 13 | 6 | 3 | 2 | 2 | 1 |

M = 30,7.

| | | | | | | |
|-----|-----------------|---|----|----|----|----|
| 21° | Tage: | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 |
| | Individuenzahl: | 1 | 8 | 10 | 8 | 6 |

M = 11,3.

d) *Eingesetzt am 1. IV. 21.*

| | | | | | | | | | | |
|-----|-----------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 11° | Tage: | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 27 | 28 |
| | Individuenzahl: | 12 | 19 | 9 | 6 | 1 | 2 | 2 | 2 | 2 |

M = 21,1.

| | | | | | | |
|-----|-----------------|---|----|----|---|----|
| 21° | Tage: | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
| | Individuenzahl: | 2 | 11 | 16 | 1 | 2 |

M = 7,7.

12. F_1 *Aomori* × *Kumamoto*.a) *Eingesetzt am 1. I. 21.*

| | | | | | | |
|-----|-----------------|----|----|----|----|----|
| 11° | Tage: | 46 | 48 | 51 | 53 | 57 |
| | Individuenzahl: | 2 | 1 | 3 | 1 | 1 |

M = 50,4.

| | | | | | | | |
|-----|-----------------|----|----|----|----|----|----|
| 21° | Tage: | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 22 |
| | Individuenzahl: | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |

M = 17,4.

b) *Eingesetzt am 1. II. 21.*

| | | | | | | |
|-----|-----------------|----|----|----|----|----|
| 11° | Tage: | 33 | 34 | 37 | 38 | 41 |
| | Individuenzahl: | 2 | 2 | 1 | 4 | 2 |

M = 36,8.

| | | | | | | |
|-----|-----------------|----|----|----|----|----|
| 21° | Tage: | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 |
| | Individuenzahl: | 5 | 2 | 2 | 1 | 1 |

M = 13,2.

c) *Eingesetzt am 1. III. 21.*

| | | | | | | | |
|-----|-----------------|----|----|----|----|----|----|
| 11° | Tage: | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 |
| | Individuenzahl: | 2 | 2 | 4 | 1 | 4 | 2 |

M = 31,6.

| | | | | | |
|-----|-----------------|----|----|----|----|
| 21° | Tage: | 10 | 11 | 12 | 13 |
| | Individuenzahl: | 5 | 1 | 2 | 1 |

M = 10,9.

d) *Eingesetzt am 1. IV. 21.*

| | | |
|-----|-----------------|----|
| 11° | Tage: | 19 |
| | Individuenzahl: | 1 |

M = 19.

| | | | | | | | | |
|-----|-----------------|---|---|---|---|----|----|----|
| 21° | Tage: | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 |
| | Individuenzahl: | 4 | 3 | 7 | 2 | 3 | 2 | 1 |

M = 8,3.

Wir können nun die Mittelwerte aller dieser Versuche zusammenstellen und für die 10° Differenz zwischen 11 und 21° den *van't Hoff*-schen Quotienten Q_{10} berechnen, der bekanntlich typischerweise und auch hier zwischen 2 und 3 liegt.

| Rasse | Ab 1. I. | | | Ab 1. II. | | | Ab 1. III. | | | Ab 1. IV. | | |
|------------------------|----------|------|-----------------|-----------|------|-----------------|------------|------|-----------------|-----------|-----|-----------------|
| | 11° | 21° | Q ₁₀ | 11° | 21° | Q ₁₀ | 11° | 21° | Q ₁₀ | 11° | 21° | Q ₁₀ |
| Kumamoto A . | 50,6 | 19,8 | 2,58 | 37,5 | 13,5 | 2,78 | 30,9 | 12,4 | 2,49 | 24 | 10 | 2,4 |
| Gifu A . . . | 45,3 | 16,2 | 2,8 | 34 | 12,2 | 2,79 | 32 | 12,5 | 2,56 | 21 | 9,7 | 2,16 |
| Gifu B . . . | 43,5 | 15,9 | 2,75 | 33,3 | 12,3 | 2,71 | 29 | 10 | 2,9 | 19,5 | 7,3 | 2,67 |
| Ogi | 47 | 16,8 | 2,8 | 37 | 12,7 | 2,91 | 30,2 | 11 | 2,84 | 21,8 | 8,4 | 2,59 |
| Aomori . . . | 47,5 | 16 | 2,97 | 36,4 | 12,1 | 3,01 | 30,3 | 10,6 | 2,86 | 20,9 | 8 | 2,61 |
| Delitzsch . . | 52,8 | 21,5 | 2,46 | 38,4 | 16,6 | 2,31 | 30,8 | 12,8 | 2,41 | 19,7 | 8,6 | 2,29 |
| Del. \times Gifu A . | 46,4 | 17,4 | 2,67 | 34,6 | 13,7 | 2,53 | 30,1 | 10,5 | 2,87 | 19,7 | 7,2 | 2,73 |
| Gifu A \times Del. . | 43,4 | 15,7 | 2,76 | 33,7 | 11,5 | 2,93 | 28,3 | 10,4 | 2,72 | 19 | 7,3 | 2,6 |
| Kum. \times Del. . | 49,3 | 21,8 | 2,26 | 35,8 | 16,1 | 2,16 | 30,2 | 12,1 | 2,5 | 19,5 | 8,3 | 2,35 |
| Del. \times Kum. . | 55,8 | 23,9 | 2,33 | 38,7 | 16 | 2,54 | 30,9 | 13,6 | 2,27 | 18,8 | 7,7 | 2,44 |
| Kum. \times Ao. . | 45,7 | 17,1 | 2,67 | 35,7 | 11,8 | 3,02 | 30,7 | 11,3 | 2,72 | 21,1 | 7,7 | 2,87 |
| Ao. \times Kum. . | 50,4 | 17,4 | 2,9 | 36,8 | 13,2 | 2,79 | 31,6 | 10,9 | 2,71 | 19 | 8,3 | 2,29 |

Diese Daten lehren uns nun das Folgende:

1. Sämtliche Rassen wie ihre F₁-Bastarde zeigen identisch die folgende Erscheinung. Wenn wir die Zeit, die verstreicht zwischen dem Einsetzen der Eier in die höhere Temperatur und dem Schlüpfen der Räumchen als Inkubationszeit bezeichnen, dann nimmt die Inkubationszeit progressiv ab, je später im Winter die Eier aus der Kälte in die Wärme gebracht werden. Wir veranschaulichen uns am besten diese Tatsache an den Kurven Textabb. 151, in denen für die reinen Rassen sowohl bei 21° wie bei 11° das Datum des Temperaturversuchs auf der Abszisse, die Inkubationszeit in Tagen auf der Ordinate eingetragen sind. Man erkennt deutlich die mit vorschreitender Jahreszeit abfallende Kurve, deren spezielle Form in allen Versuchen ähnlich ist. Ob diese Form aber mit dem Wesen des Vorganges zu tun hat oder ob sie nur auf kleinen Schwankungen der Versuchsbedingungen beruht, kann nicht entschieden werden. Es fragt sich nun, welche Bedeutung der fortschreitenden Verkürzung der Inkubationszeit zukommt. Da ist zunächst daran zu denken, daß bei den in 1° befindlichen Eiern der chemische Vorgang, der zum Schlüpfen führt und dessen Temperaturabhängigkeit wir betrachten mit einer bestimmten Geschwindigkeit weitergeht und daß somit der Wert dieses Fortschrittes zu der Inkubationszeit jeweils addiert werden muß. Wollten wir dies durchführen, so gerieten wir aber in große Schwierigkeiten. Denn 1. kann man es als allgemein feststehend betrachten, daß bei so niederen Temperaturen wie bei 1° der Wert von Q₁₀ sehr viel höher ist als 2—3. Durch Addition der Inkubationszeit für 1° mit einem selbst so niederen Q₁₀ wie 4 (was höchst unwahrscheinlich ist) würde aber die notwendige Korrektur nicht erzielt. 2. Wurde festgestellt, daß nach 200 Tagen in 1° das Schlüpfen noch nicht erfolgte, daß also auch ein Q₁₀ von 5 noch zu niedrig ist. Tatsächlich wissen wir aus vielen Insekten-

versuchen, daß eine Temperatur von 1° alle Entwicklungs- und Differenzierungsprozesse praktisch aufhebt. Die Abnahme der Inkubationszeit mit der Jahreszeit muß also eine andere Bedeutung haben. Es kann nur so sein, daß ein erbter rhythmischer Vorgang mit einer bestimmten Geschwindigkeit fortschreitet, der jedenfalls nicht chemischer sondern physikalischer Natur ist (man denke etwa an Quellung). und daß das Ausschlüpfen einmal die Funktion dieses mit der Zeit fortschreitenden Vorganges, sagen wir der Schlüpfreife und sodann

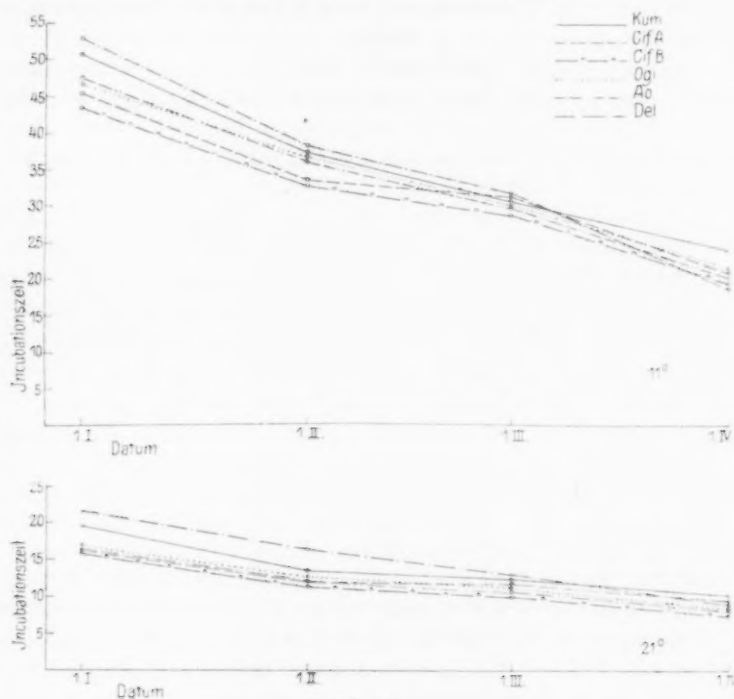


Abb. 151.

eines temperaturabhängigen chemischen Vorganges ist. In einem Schema könnte man dies so darstellen, wie Textabb. 152 zeigt. Auf der Höhe s ist der Moment des Schlüpfens erreicht. Der rhythmisch vererbte Vorgang der Schlüpfreife nähert sich im Laufe des Winters diesem Punkte immer mehr. Je früher man mit höheren Temperaturen ein- greift, um so länger dauert es bis das Schlüpfen eintritt: Schlüpfreife plus Temperaturwirkung, beide an ihren Ordinaten gemessen, bedingen das Schlüpfen.

2. Innerhalb der einzelnen Rassen ist die Inkubationszeit verschieden, und da diese Verschiedenheit in der ganzen Kurve bestehen bleibt,

so muß sie als typisch betrachtet werden; dies stimmt auch mit den Erfahrungen überein, die wir in vielen Jahren der Beobachtung machten. Von den untersuchten Rassen haben die deutschen die längste Inkubationszeit, dann folgen die Südjapaner und dann die Rassen der japanischen Hauptinsel. Es bedarf wohl nicht längerer Erörterungen, um zu zeigen, daß es sich hier um einen wichtigen Anpassungscharakter handelt. Teleologisch gesprochen dürfen die Räupchen nicht früher schlüpfen, als sie in der Natur Nahrung finden können. Kälteres Klima erfordert daher das Vorhandensein einer längeren Inkubationszeit, d. h. langsam fortschreitende Schlüpfreife, wie dies im Vergleich der deutschen Rasse mit den japanischen Rassen zutrifft. In weitere Einzelheiten wollen wir uns aber vor der Hand nicht einlassen, bevor nicht

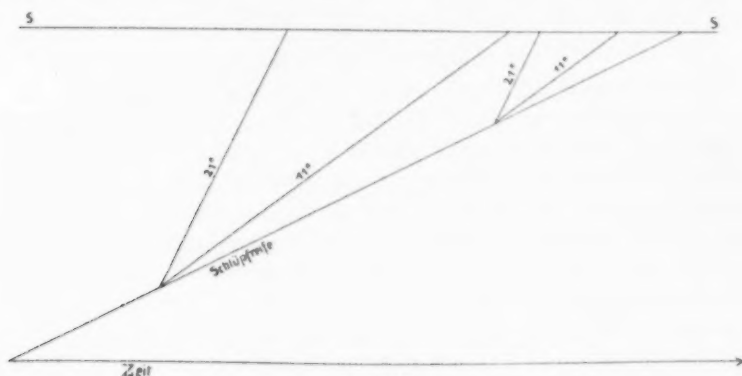


Abb. 152.

eine größere Zahl von Rassen exakt untersucht ist; schon diese kurze Feststellung scheint uns aber bedeutungsvolle Perspektiven zu eröffnen.

3. Es fällt auf, daß der Q_{10} -Wert der deutschen Rassen viel niedriger ist als der Quotient der japanischen Rassen. Auch dies könnte ein wichtiger Anpassungscharakter sein; denn bei höherem Q_{10} würde eine Reihe heißer Frühlingstage die Raupen eher zum Schlüpfen bringen als bei niedrigerem Q_{10} , was in deutschem Klima verhängnisvoll wäre. Auch dieser Punkt ist einer eingehenden Untersuchung wert.

4. Wir wissen aus unseren früheren statistischen Beobachtungen, daß die Dauer der Inkubationszeit vererbt wird, und zwar sowohl durch Vater und Mutter. Exakt konnten bisher nur einige F_1 -Bastarde untersucht werden, die sich in der Tabelle verzeichnet finden. Die Daten lassen bisher keinerlei Regel über Dominanz usw. erkennen.

5. Die Einzeltabellen zeigen, daß die Variationsbreite der Inkubationszeit im Versuche sowohl mit dem Fortschreiten der Jahreszeit als mit der Temperatur abnimmt. Ebenso ist die Variationsbreite der

deutschen Rassen mit der langen Inkubationszeit auffallend hoch. Es scheint somit eine positive Korrelation zwischen Länge der Inkubationszeit und ihrer Variationsbreite zu bestehen. Dies scheint uns zu bedeuten, daß mit fortschreitender Schlüpfreife immer mehr Individuen einen bestimmten Zustand erreicht haben, der für alle gleich ist, aber nicht gleich schnell erreicht wird. (Man stelle sich als Gleichnis vor, daß für eine Anzahl Läufer ihre Distanz vom Start einmal während des Rennens und dann nachdem alle das Ziel passiert haben, gemessen wird.)

C. Die Flügelgröße.

Es erscheint vielleicht merkwürdig, die Flügelgröße bei dem Abschnitt über Entwicklungsgeschwindigkeit abzuhandeln. Die Flügelgröße ist aber bei unseren Tieren ein direktes Maß für die gesamte Körpergröße und diese ist wiederum zum Teil durch die Entwicklungsgeschwindigkeit bedingt: schnell sich entwickelnde Rassen wie die Europäer und die Rasse Hokkaido sind klein, langsam entwickelnde wie die übrigen Japaner, sind groß. So steht die Vererbung der Flügelgröße bei Kreuzung großer und kleiner Rassen in engster Beziehung zu der Vererbung der Entwicklungsgeschwindigkeit.

Unsere bisherigen Untersuchungen über den Gegenstand können nun in keiner Weise als befriedigend betrachtet werden. Schon Galton scheiterte ja bekanntlich bei dem Versuch, die Vererbung der Flügelgröße bei Schmetterlingen zu studieren. Die Hauptschwierigkeit besteht ja darin, daß die Körpergröße dieser Tiere außerordentlich leicht durch äußere Bedingungen modifizierbar ist. Um also zuverlässige Ergebnisse zu erhalten müßte das Material aus vollständig identisch geführten Zuchten stammen, was wieder erfordert, daß das Material nur in Hinsicht auf dieses Problem gezogen wird und alle Generationen gleichzeitig. Ein solches Material liegt aber bis jetzt noch nicht vor. Wir haben nun zur ersten Orientierung eine große Zahl von Kombinationen durchgemessen, und zwar wurden die Messungen der größten Länge eines Vorderflügels teils durch Professor *Ogawa*, teils durch Oberpräparator *Aigner* ausgeführt. Da aber bisher keine eindeutigen Ergebnisse vorliegen, so wollen wir nur eine solche Serie, Kreuzungen zwischen einer kleinen deutschen Rasse aus Schlesien und einer großen japanischen (*japonica* X) besprechen.

In der folgenden Tabelle sind die Messungen nach Geschlechtern getrennt als Frequenzreihen in Prozente umgerechnet wiedergegeben für P, F₁, einfache und doppelreziproke F₂ und zwei reziproke Rückkreuzungen. Die gleichen Ergebnisse sind dann in Kurvenform in Textabb. 153, 154 reproduziert. Die Tabelle und Kurve zeigt das Folgende:

1. Die Elternformen sind deutlich verschieden, bei den ♀ findet eine gewisse transgredierende Variabilität statt, bei den ♂ sind die Kurven völlig diskret.

2. F_1 ist für die ♀ genau intermediär, bei den ♂ zeigt sich dagegen völlige Dominanz der großen Form. Dies dürfte kein Zufall sein, da

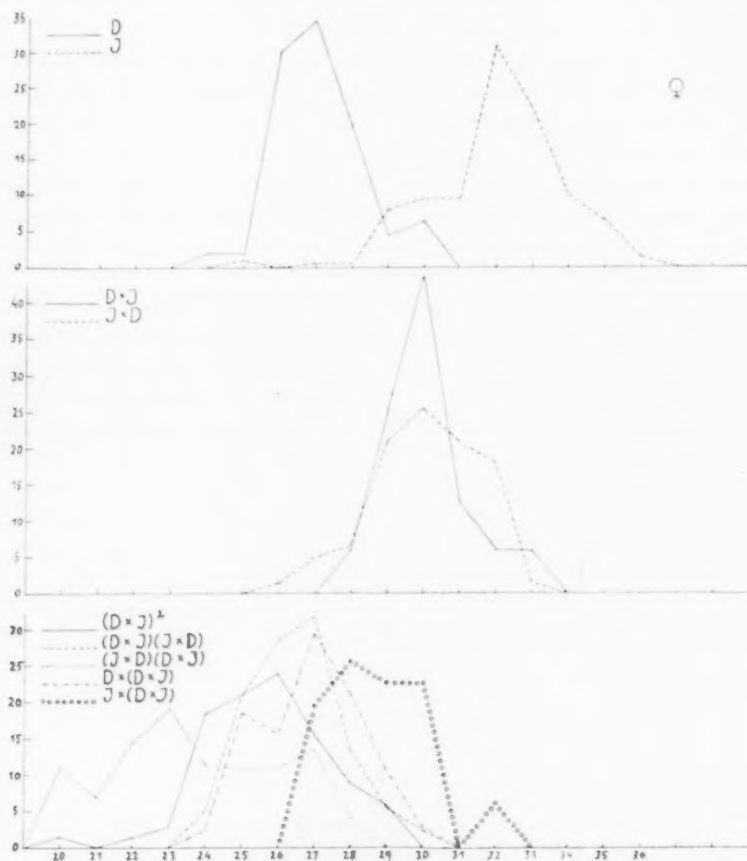


Abb. 153.

ja beide Geschlechter unter denselben Bedingungen aufgezogen sind. Die beiden reziproken F_1 sind nicht nennenswert verschieden.

3. Bei den ♀ zeigt F_2 zweifellos eine größere Variationsbreite als F_1 . Besonders wenn wir die drei verschiedenen F_2 zusammenrechnen, tritt dies deutlich hervor. Das Merkwürdige ist aber, daß bei allen F_2 die gesamte Variation sich im Bereiche der kleinen Rasse findet, teils noch weit darüber nach der Seite der Kleinheit hinausgeht. Be-

sonders trifft dies für die Kombination ($J \times D$) ($D \times J$) zu. Die F_2 -Kurven der ♂ sind denen der ♀ ähnlich, aber mehr nach der großen Seite zu verschoben. Eine beträchtliche Zahl von Individuen finden sich hier im intermediären Gebiete zwischen den elterlichen Größen und die Plusindividuen reichen bis zu den Plusformen der großen Rasse.

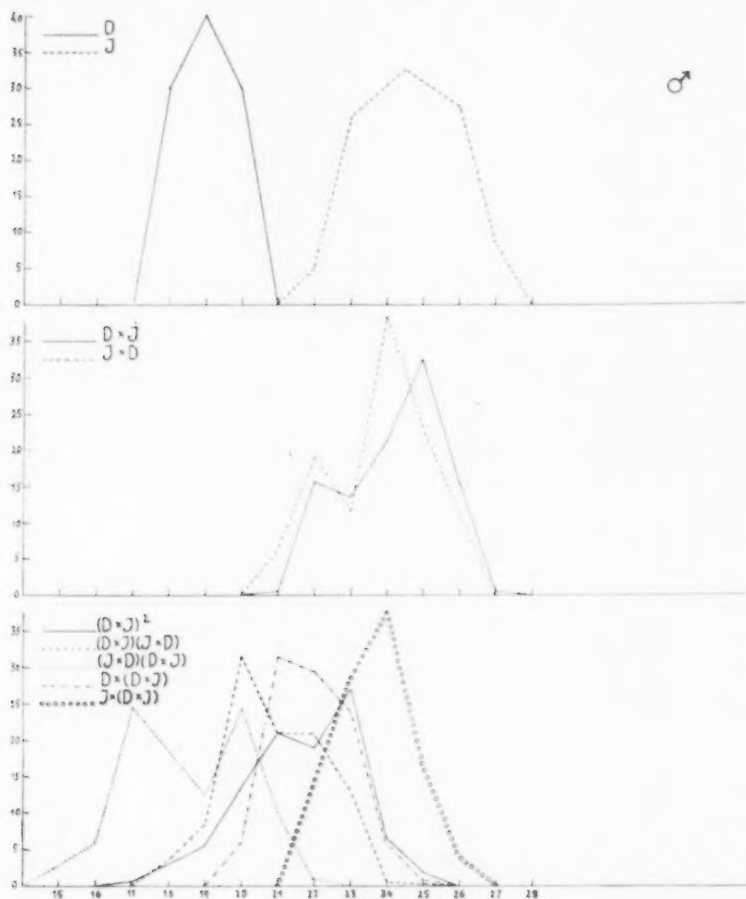


Abb. 154.

4. Die Rückkreuzungen sind in beiden Geschlechtern verschieden, je nachdem auf die große Form (J) oder die kleine Form (D) rückgekreuzt wurde. In ersterem Falle steht die Kurve weiter rechts.

5. Wenn man die außerordentliche Abhängigkeit des Größenwuchses von äußeren Bedingungen im Auge behält, so scheint es, daß hier eine polymere Spaltung mit nur wenigen, vielleicht zwei oder drei

Faktoren vorliegt, die nur dadurch verschleiert wird, daß die F_2 -Zuchten aus irgendeinem äußeren Grunde klein geblieben sind. Bei diesen Faktoren dürfte wohl ein Faktor vertreten sein, der die Zahl der Häutungen bestimmt und ein oder mehrere andere, die mit der Gesamtentwicklungszeit zu tun haben.

6. Schlußbemerkung.

Wenn wir davon überzeugt sind, daß die geographische Variation den Beginn der Artbildung darstellt, so ergibt sich die Notwendigkeit, das Problem dieser Variation mit allen zur Verfügung stehenden Methoden zu analysieren, also deskriptiv, vererbungsanalytisch, entwicklungsphysiologisch. Es ist klar, daß eine solche Aufgabe auch nur für ein einziges Objekt einen ungeheuren Umfang annimmt, tatsächlich ist sie bisher auch noch nie versucht oder durchgeführt worden. Unser erster Versuch hat, wie das Vorhergehende zeigt, bereits eine Fülle von Material zutage gefördert, von dem nur ein Teil in dieser ersten Mitteilung enthalten ist. Wir wissen aber nur zu gut, daß wir von einer erschöpfenden Analyse noch sehr weit entfernt sind, wenn sie überhaupt in einem Menschenleben durchzuführen ist. Trotzdem hoffen wir aber im Laufe der Zeit, die Arbeit so weit zu fördern, daß es möglich sein wird, das Material zu wertvollen allgemeinen Schlußfolgerungen zu verwenden. Soweit solche bereits beim jetzigen Stand der Untersuchung gezogen werden können, sind sie in meiner Schrift »Die quantitativen Grundlagen von Vererbung und Artbildung« enthalten. Vorderhand begnügen wir uns deshalb damit, das exakte Material einfach mitzuteilen und sprechen die Hoffnung aus, daß ein wirklicher Abschluß der Analyse eines Tages erreicht werden möge.

Anhang.

Tabelle 1.

1. *Japonica* X. Reinzucht. T_{15} , 1913.

| Nach der | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|------------------------------|---|----|-----|----|----|----|-----|
| 2. Häutung | — | — | — | — | — | 7 | 41 |
| 3. " | — | — | — | — | — | 10 | 38 |
| 4. " | — | — | — | 2 | 4 | 26 | 16 |
| 5. " ¹⁾ | — | 2 | 1 | 3 | 10 | 30 | 2 |

¹⁾ Hier wurde sicher ein Gemisch von Vier- und Fünfhäutern gezählt.

2. *Japonica* X. Inzucht aus voriger. Ue 1914.

| Nach der | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|------------------------------|---|----|-----|----|----|----|-----|
| 1. Häutung | — | — | — | — | 5 | 32 | 63 |
| 2. „ | — | — | — | — | 4 | 36 | 57 |
| 3. „ | — | — | — | — | 7 | 39 | 50 |
| 4. „ | — | — | — | 1 | 15 | 52 | 27 |
| 5. „ ¹⁾ | — | — | 1 | 5 | 24 | 49 | 14 |

3. *Japonica* X. Inzucht aus voriger. VB₃, 1915.

| Nach der | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|------------------------------|---|----|-----|----|----|----|-----|
| 1. Häutung | — | — | — | — | 2 | 83 | 71 |
| 2. „ | — | — | — | — | 2 | 52 | 100 |
| 3. „ | — | — | — | — | 5 | 60 | 60 |
| 4. „ | — | — | — | — | 8 | 67 | 27 |
| 5. „ ¹⁾ | — | — | — | 6 | 38 | 37 | 6 |

Tabelle 2.

1. *F₁ dispar* ♀ × *japonica* X-♂. Dd 1912.

| Nach der | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|----------------------|-----|----|-----|----|----|----|-----|
| 1. Häutung | 28 | 28 | 44 | 61 | 26 | 3 | — |
| 2. „ | 53 | 10 | 11 | 57 | 45 | 12 | — |
| 3. „ | 52 | 11 | 19 | 72 | 28 | 8 | — |
| 4. „ | 82 | 51 | 35 | 20 | 2 | — | — |
| 5. „ | 120 | 11 | 4 | — | — | — | — |

2. *F₁ japonica* X-♀ × *dispar*-♂. Dh 1912.

| Nach der | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|----------------------|----|----|-----|----|----|----|-----|
| 1. Häutung | — | — | 3 | 26 | 43 | 14 | — |
| 2. „ | — | — | 2 | 37 | 49 | 8 | — |
| 3. „ | — | 4 | 12 | 35 | 31 | 5 | — |
| 4. „ | 35 | 21 | 21 | 7 | 4 | 1 | — |
| 5. „ | 51 | 20 | 8 | — | — | — | — |

Tabelle 3.

1. *F₂ (D × J)²*. T₈, 1913.

| Nach der | I | II | III | IV | V | VI | VII | Summe |
|----------------------|----|----|-----|----|----|----|-----|-------|
| 1. Häutung | 37 | 5 | 9 | 22 | 14 | 23 | 35 | 145 |
| 2. „ | 37 | 10 | 11 | 24 | 31 | 28 | 19 | 160 |
| 3. „ | 45 | 23 | 20 | 20 | 24 | 28 | — | 160 |
| 4. „ | 96 | 27 | 13 | 12 | 6 | 6 | — | 160 |

¹⁾ Hier wurde sicher ein Gemisch von Vier- und Fünfhäutern gezählt.

2. $F_2 (D \times J) \times (J \times D)$. T_6 , 1913.

| Nach der | I | II | III | IV | V | VI | VII | Summe |
|---------------------|-----|----|-----|----|----|----|-----|-------|
| 1. Häutung. | 121 | 6 | 14 | 24 | 24 | 35 | 10 | 234 |
| 2. » | 126 | 15 | 16 | 24 | 20 | 24 | 2 | 227 |
| 3. » | 138 | 33 | 26 | 20 | 8 | — | — | 225 |
| 4. » | 187 | 28 | 6 | 1 | 3 | — | — | 225 |

 3. $F_2 (J \times D) \times (D \times J)$. T_4 , 1913.

| Nach der | I | II | III | IV | V | VI | VII | Summe |
|---------------------|-----|----|-----|----|----|----|-----|-------|
| 1. Häutung. | 149 | 12 | 14 | 31 | 42 | 46 | 13 | 307 |
| 2. » | 153 | 5 | 5 | 32 | 38 | 54 | 10 | 297 |
| 3. » | 153 | 18 | 32 | 21 | 32 | 37 | — | 293 |
| 4. » | 205 | 39 | 10 | 7 | 21 | 9 | — | 291 |

 4. $F_2 (J \times D)^2$. T_7 , 1913.

| Nach der | I | II | III | IV | V | VI | VII | Summe |
|---------------------|----|----|-----|----|----|----|-----|-------|
| 1. Häutung. | 46 | 3 | 6 | 12 | 24 | 59 | 68 | 218 |
| 2. » | 47 | — | 3 | 17 | 38 | 67 | 27 | 199 |
| 3. » | 47 | 4 | 17 | 27 | 52 | 54 | 3 | 204 |
| 4. » | 87 | 36 | 18 | 17 | 22 | 24 | — | 204 |

Tabelle 4.

 1. Rückkreuzung. $D \times (D \times J)$. T_1 , 1913.

| Nach der | I | II | III | IV | V | VI | VII | Summe |
|---------------------|-----|----|-----|----|---|----|-----|-------|
| 1. Häutung. | 205 | 75 | 24 | 4 | — | — | — | 310 |
| 2. » | 293 | 7 | — | — | — | — | — | 300 |
| 3. » | 294 | 6 | — | — | — | — | — | 300 |
| 4. » | 43 | 2 | — | — | — | — | — | 45 |

 2. Rückkreuzung. $D \times (J \times D)$. T_3 , 1913.

| Nach der | I | II | III | IV | V | VI | VII | Summe |
|---------------------|-----|----|-----|----|----|----|-----|-------|
| 1. Häutung. | 134 | 3 | 14 | 19 | 25 | 34 | 29 | 258 |
| 2. » | 138 | 5 | 16 | 29 | 45 | 17 | 2 | 252 |
| 3. » | 160 | 40 | 25 | 10 | 15 | 2 | — | 252 |
| 4. » | 236 | 14 | 2 | — | — | — | — | 252 |

3. Rückkreuzung. $(D \times J) \times D$. T_9 , 1913.

| Nach der | I | II | III | IV | V | VI | VII | Summe |
|---------------------|-----|----|-----|----|----|----|-----|-------|
| 1. Häutung. | 161 | 22 | 13 | 10 | 11 | 7 | — | 224 |
| 2. " | 183 | 25 | 13 | 8 | 2 | 1 | — | 232 |
| 3. " | 203 | 21 | 6 | — | — | — | — | 230 |
| 4. " | 223 | 7 | — | — | — | — | — | 230 |

4. Rückkreuzung. $(J \times D) \times D$. T_{13} , 1913.

| Nach der | I | II | III | IV | V | VI | VII | Summe |
|---------------------|-----|----|-----|----|----|----|-----|-------|
| 1. Häutung. | 65 | 15 | 13 | 21 | 36 | 57 | 8 | 215 |
| 2. " | 97 | 10 | 19 | 23 | 46 | 18 | 1 | 214 |
| 3. " | 112 | 38 | 34 | 14 | 10 | 6 | — | 214 |
| 4. " | 170 | 33 | 6 | — | — | — | — | 214 |

5. Rückkreuzung. $J \times (D \times J)$. T_{11} , 1913.

| Nach der | I | II | III | IV | V | VI | VII | Summe |
|---------------------|---|----|-----|----|----|----|-----|-------|
| 1. Häutung. | — | — | — | — | 2 | 36 | 39 | 77 |
| 2. " | — | — | — | 2 | 8 | 63 | 4 | 77 |
| 3. " | — | 3 | 10 | 23 | 17 | 24 | — | 77 |
| 4. " | 9 | 40 | 19 | 6 | 1 | 2 | — | 77 |

6. Rückkreuzung. $J \times (J \times D)$. T_{12} , 1913.

| Nach der | I | II | III | IV | V | VI | VII | Summe |
|---------------------|---|----|-----|----|----|----|-----|-------|
| 1. Häutung. | — | — | — | — | — | 40 | 28 | 68 |
| 2. " | — | — | — | — | 1 | 58 | 9 | 68 |
| 3. " | — | — | 1 | 2 | 12 | 49 | 4 | 68 |
| 4. " | — | 3 | 3 | 6 | 21 | 33 | 2 | 68 |

7. Rückkreuzung. $(D \times J) \times J$. T_{10} , 1913.

| Nach der | I | II | III | IV | V | VI | VII | Summe |
|---------------------|---|----|-----|----|----|----|-----|-------|
| 1. Häutung. | — | — | — | — | — | 28 | 54 | 82 |
| 2. " | — | — | — | — | 4 | 41 | 35 | 80 |
| 3. " | — | — | 1 | 1 | 25 | 43 | 10 | 80 |
| 4. " | 1 | 9 | 14 | 15 | 21 | 19 | 1 | 80 |

8. Rückkreuzung. $(J \times D) \times J$. T_8 , 1913.

| Nach der | I | II | III | IV | V | VI | VII | Summe |
|---------------------|---|----|-----|----|----|----|-----|-------|
| 1. Häutung. | — | — | — | — | 1 | 18 | 126 | 145 |
| 2. " | — | — | — | — | — | 80 | 57 | 137 |
| 3. " | — | — | — | 1 | 14 | 95 | 27 | 137 |
| 4. " | 1 | 3 | 2 | 5 | 34 | 85 | 7 | 137 |

Tabelle V.

Entwicklungsgeschwindigkeiten isoliert unter möglichst gleichen Bedingungen aufgezogener Rupchen mit Berucksichtigung der Zeichnungs-klassen. Individuen, die vor der 4. Hutung starben, sind ausgelassen. + bedeutet gestorben. Die arabischen Zahlen der Kolumnen bedeuten, da das betreffende Ereignis (Schlupfen, Hutung) am 9., 15. usw. Tage nach dem vorhergehenden Ereignis (Ausschlupfen der Rupchen, 3. Hutung, Verpuppung usw.) stattfand. Die romischen Zahlen geben die Farbungs-klasse der Raupe nach der direkt vorher verzeichneten Hutung. Die uberschriften der Kolumnen sind nur in der ersten Tabelle ausgeschrieben.

A. Reine Rassen.

1. Serie, aufgenommen in Woods Hole, Mass. 1917.

1. Rasse Schneidemuhl plus XA 2, 1917.

| Nr. | 1. Hutung (Tag seit Schlupfen) | 2. Hutung (Tag seit 1. Hutung) | Zeichnungs-klasse | 3. Hutung (Tag seit 2. Hutung) | Zeichnungs-klasse | 4. Hutung (Tag seit 3. Hutung) | Zeichnungs-klasse | 5. Hutung | Verpuppung (Tag seit letzter Hutung) | Schlupfen des Fallers (Tag seit Verpuppung) | Geschlecht | Gesamtentwicklungs-zeit, seit Schlupfen des Rupchens |
|-----|----------------------------------|----------------------------------|-------------------|----------------------------------|-------------------|----------------------------------|-------------------|------------|---------------------------------------|--|------------|--|
| 1 | 12 | 9 | VII | 8 | V | 9 | III | — | 13 | 18 | ♂ | 69 |
| 3 | 11 | 6 | V | 9 | V | 10 | IV | — | 15 | 17 | ♂ | 68 |
| 5 | 12 | 8 | V | 8 | IV | 8 | III | + | — | — | — | — |
| 9 | 12 | 8 | VI | 8 | VI | 9 | III | — | 13 | 17 | ♂ | 67 |
| 15 | 13 | 9 | V | 7 | V | 8 | III | — | 12 | 16 | ♂ | 65 |
| 18 | 13 | 8 | V | 8 | V | 9 | III | — | 15 | 15 | ♀ | 68 |
| M ♂ | 12 | 8 | | 8 | | 8,8 | | | 13,25 | 17 | | 67,05 |
| M ♀ | 13 | 8 | | 8 | | 9 | | | 15 | 15 | | 68 |

2. Rasse Hokkaido. XA 3, 1917.

| Nr. | 1. Hg. | 2. Hg. | Kl. | 3. Hg. | Kl. | 4. Hg. | Kl. | 5. Hg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|------------|---------|---------|------|---------|-----|---------|-----|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 13 | 9 | VIII | 8 | VII | 8 | I | 8 | I | 15 | 15 | ♀ | 76 |
| 3 | 11 | 9 | IX | 11 | IV | 9 | I | + | — | — | — | — | — |
| 4 | 9 | 8 | IX | 10 | III | 10 | I | — | — | 17 | 14 | ♀ | 68 |
| 6 | 10 | 8 | IX | 9 | VII | 8 | II | — | — | 12 | 18 | ♂ | 65 |
| 7 | 12 | 9 | VIII | 9 | VII | 9 | I | — | — | 13 | 18 | ♂ | 70 |
| 9 | 11 | 9 | IX | 8 | V | 8 | II | — | — | 14 | 17 | ♂ | 67 |
| 10 | 11 | 9 | IX | 9 | IV | 9 | I | + | — | — | — | — | — |
| 14 | 12 | 8 | IX | 10 | V | 10 | I | — | — | 22 | 14 | ♀ | 76 |
| 15 | 13 | 9 | VIII | 8 | VI | 8 | II | — | — | 12 | 18 | ♂ | 68 |
| M ♂ | 11,5 | 8,75 | | 8,5 | | 8,25 | | — | | 12,75 | 17,75 | | 67,5 |
| M ♀ | 10,5 | 8 | | 10 | | 10 | | — | | 19,5 | 14 | | 72 |
| (4-Huter) | | | | | | | | | | | | | |
| M ♀ | 13 | 9 | | 8 | | 8 | | 8 | | 15 | 15 | | 76 |
| (5-Huter) | | | | | | | | | | | | | |

23

20*

3. Rasse Aomori. XA 4, 1917.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----|---------|---------|------|---------|-----|---------|-----|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 14 | 8 | VI | 9 | V | 11 | III | — | — | 16 | 19 | ♂ | 77 |
| 2 | 10 | 9 | VI | 9 | IV | 10 | III | + | — | — | — | — | — |
| 3 | 13 | 8 | V | 9 | III | 10 | I | — | — | 15 | 18 | ♂ | 73 |
| 4 | 15 | 8 | V | 7 | VI | 9 | IV | 10 | I | 17 | 14 | ♀ | 80 |
| 5 | 9 | 8 | V | 10 | I | 12 | I | — | — | 17 | 20 | ♂ | 76 |
| 6 | 10 | 8 | V | 10 | IV | 12 | I | — | — | 18 | 18 | ♂ | 76 |
| 7 | 7 | 8 | VI | 8 | V | 10 | II | 10 | I | 16 | 16 | ♀ | 75 |
| 8 | 9 | 7 | VIII | 8 | V | 8 | III | 10 | II | 17 | 17 | ♀ | 76 |
| 9 | 11 | 10 | V | 8 | IV | 10 | I | + | — | — | — | — | — |
| 10 | 9 | 8 | VII | 11 | V | 11 | III | — | — | 16 | 18 | ♂ | 73 |
| 11 | 11 | 9 | VI | 8 | V | 11 | III | + | — | — | — | — | — |
| 12 | 10 | 9 | VI | 9 | III | 12 | I | + | — | — | — | — | — |
| 13 | 9 | 8 | VI | 9 | V | 8 | IV | 10 | I | 17 | 16 | ♀ | 77 |
| 14 | 9 | 8 | V | 10 | IV | 10 | I | — | — | 17 | 19 | ♂ | 73 |
| 15 | 9 | 9 | V | 9 | III | 9 | III | — | — | 15 | 19 | ♂ | 70 |
| 16 | 10 | 8 | V | 8 | V | 9 | III | 10 | I | 17 | 16 | ♀ | 78 |
| 17 | 10 | 8 | V | 9 | V | 8 | IV | 10 | I | 16 | 15 | ♀ | 76 |
| 18 | 9 | 7 | VII | 8 | VII | 8 | IV | 10 | II | 16 | 16 | ♀ | 74 |
| 19 | 9 | 8 | VI | 9 | V | 8 | III | 10 | I | 18 | 15 | ♀ | 77 |
| 20 | 10 | 8 | V | 10 | III | 11 | I | — | — | 17 | 18 | ♂ | 74 |
| M ♂ | 10,37 | 8,12 | | 9,76 | | 10,75 | | — | | 16,37 | 18,63 | | 74 |
| M ♀ | 9,75 | 7,75 | | 8,25 | | 8,5 | | 10 | | 16,75 | 15,63 | | 76,66 |
| | | | | | | | | | | 26,75 | | | |

4. Rasse Ogi. XA 5, 1917.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----|---------|---------|------|---------|------|---------|-----|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 12 | 8 | VIII | 11 | VII | 11 | III | — | — | 16 | 20 | ♂ | 78 |
| 2 | 12 | 8 | VIII | 9 | VII | 8 | V | + | — | — | — | — | — |
| 3 | 11 | 7 | IX | 10 | VIII | 11 | V | — | — | 18 | 19 | ♂ | 78 |
| 4 | 13 | 9 | VIII | 8 | VIII | 8 | VI | 9 | IV | 18 | 16 | ♀ | 81 |
| 5 | 12 | 8 | VIII | 8 | VII | 9 | V | 11 | I | 17 | 16 | ♀ | 81 |
| 6 | 13 | 7 | VIII | 9 | VI | 9 | III | 10 | II | 17 | 16 | ♀ | 81 |
| 7 | 11 | 9 | VIII | 10 | VII | 11 | IV | — | — | 14 | 21 | ♂ | 76 |
| 8 | 11 | 9 | VIII | 9 | VIII | 8 | V | 10 | III | 16 | 15 | ♂ | 78 |
| 9 | 11 | 8 | VIII | 10 | VII | 10 | IV | — | — | 19 | 20 | ♂ | 78 |
| 10 | 11 | 9 | VIII | 8 | VIII | 8 | VII | 10 | IV | 16 | 19 | ♀ | 79 |
| 11 | 11 | 9 | VIII | 10 | VIII | 11 | III | — | — | 15 | 21 | ♂ | 77 |
| 12 | 12 | 10 | VIII | 8 | VIII | 9 | VI | 10 | III | 16 | 16 | ♀ | 81 |
| 13 | 12 | 8 | VIII | 10 | VIII | 9 | VI | 10 | I | 16 | 16 | ♀ | 81 |
| 14 | 11 | 9 | VIII | 9 | VIII | 8 | VII | + | — | — | — | — | — |
| 15 | 12 | 8 | VIII | 8 | VII | 9 | VI | 10 | III | 15 | 17 | ♀ | 79 |
| 16 | 11 | 9 | VIII | 9 | VIII | 8 | VII | 10 | IV | 21 | 15 | ♀ | 83 |

2. Serie, aufgenommen in München 1917.

7. Rasse Kumamoto. XB 5a, 1917.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----|---------|---------|-----------------|---------|-----|---------|------|---------|------|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 9 | 7 | X ¹⁾ | 6 | X | 11 | IX | 9 | VIII | + | — | — | — |
| 2 | 10 | 6 | X | 7 | X | 12 | IX | — | — | 20 | + | — | — |
| 3 | 10 | 6 | X | 8 | X | 11 | VII | — | — | 19 | 16 | ♂ | 70 |
| 4 | 9 | 7 | X | 6 | X | 10 | X | 8 | IX | 20 | 14 | ♀ | 74 |
| 5 | 9 | 7 | X | 6 | X | 9 | X | 9 | VII | + | — | — | — |
| 6 | 10 | 6 | X | 8 | X | 10 | VII | 8 | VI | 32 | 13 | ♀ | 87 |
| 7 | 10 | 6 | X | 8 | X | 8 | VII | + | — | — | — | — | — |
| 8 | 9 | 7 | X | 7 | X | 8 | X | 8 | VIII | + | — | — | — |
| 9 | 9 | 6 | X | 8 | X | 8 | IX | + | — | — | — | — | — |
| 10 | 9 | 7 | X | 8 | X | 8 | X | + | — | — | — | — | — |
| 11 | 9 | 6 | X | 7 | X | 9 | IX | 8 | I(?) | + | — | — | — |
| 12 | 9 | 6 | X | 8 | X | 10 | IX | — | — | 14 | 18 | ♂ | 65 |
| 13 | 9 | 7 | X | 7 | X | 9 | X | + | — | — | — | — | — |
| 14 | 10 | 6 | X | 7 | X | 8 | X | 7 | VII | + | — | — | — |
| 15 | 9 | 6 | X | 8 | X | 10 | IX | 22 | VII | + | — | — | — |
| 16 | 9 | 6 | X | 7 | X | 9 | IX | 9 | VII | + | — | — | — |
| 17 | 9 | 7 | X | 7 | X | 20 | III | + | — | — | — | — | — |
| 18 | 9 | 6 | X | 7 | X | 11 | VII | — | — | 12 | 17 | ♂ | 62 |
| 19 | 9 | 6 | X | 8 | X | 16 | VI | + | — | — | — | — | — |
| 20 | 9 | 6 | X | 7 | X | 11 | VIII | + | — | — | — | — | — |
| M ♂ | 9,33 | 6 | | 7,66 | | 10,66 | | — | | 15 | 17 | | 65,66 |
| M ♀ | 9,5 | 6,5 | | 7 | | 10 | | 8 | | 26 | 13,5 | | 80,5 |
| | | | | | | | | | | 34 | | | |

¹⁾ Von Dr. Seiler aufgenommen, würde von mir als IX registriert worden sein

8. Rasse Fiume. XB 6, 1917.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----|---------|---------|-----|---------|-----|---------|-----|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 10 | 6 | II | 9 | I | 12 | I | — | — | 19 | 18 | ♂ | 74 |
| 2 | 9 | 8 | III | 11 | I | 11 | I | — | — | 21 | 17 | ♂ | 77 |
| 3 | 9 | 8 | III | 8 | III | 13 | II | — | — | 17 | 18 | ♂ | 73 |
| 4 | 9 | 7 | I | 6 | I | 8 | I | 9 | I | 21 | 17 | ♀ | 77 |
| 5 | 9 | 7 | I | 6 | I | 8 | I | 8 | I | 20 | 15 | ♀ | 73 |
| 6 | 9 | 7 | II | 9 | II | 12 | II | — | — | 19 | 18 | ♂ | 74 |
| 7 | 9 | 6 | II | 11 | II | 7 | I | 13 | I | 19 | 14 | ♀ | 79 |
| 8 | 9 | 7 | III | 9 | II | 11 | I | — | — | 20 | 18 | ♂ | 74 |
| 9 | 9 | 8 | III | 8 | III | 22 | II | — | — | 18 | 15 | ♂ | 80 |
| 10 | 9 | 7 | III | 7 | II | 14 | I | — | — | 17 | 19 | ♂ | 73 |
| 11 | 9 | 6 | I | 9 | I | 9 | I | 13 | I | 20 | 13 | ♀ | 79 |
| 12 | 9 | 7 | II | 7 | II | 9 | II | 14 | I | 22 | 14 | ♀ | 82 |
| 13 | 10 | 7 | I | 11 | I | 11 | I | — | — | 22 | 17 | ♂ | 78 |

| Nr. | 1. Hg. | 2. Hg. | Kl. | 3. Hg. | Kl. | 4. Hg. | Kl. | 5. Hg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|------------|--------|--------|-----|--------|-----|--------|-----|--------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 15 | 9 | 8 | III | 12 | II | 9 | II | — | — | 17 | 18 | ♂ | 73 |
| 16 | 10 | 6 | I | 8 | I | 11 | I | 11 | I | 17 | 16 | ♂ | 79 |
| 17 | 9 | 8 | II | 9 | II | 11 | I | — | — | 18 | 18 | ♂ | 73 |
| 18 | 10 | 7 | II | 9 | II | 11 | II | — | — | 21 | 18 | ♂ | 76 |
| 19 | 8 | 8 | III | 8 | III | 11 | III | — | — | 19 | 18 | ♂ | 72 |
| 20 | 10 | 6 | III | 9 | III | 12 | II | — | — | 17 | 18 | ♂ | 72 |
| M ♂ | 9,9 | 7,3 | | 9,1 | | 11,9 | | — | | 18,8 | 17,7 | | 74,75 |
| M ♀ | 9 | 6,6 | | 7,8 | | 9,2 | | 11,4 | | 20,4 | 14,6 | | 78 |
| | | | | | | | | 31,8 | | | | | |
| M ♂ | 10 | 6 | | 8 | | 11 | | 11 | | 17 | 16 | | 79 |
| (5-Häuter) | | | | | | | | 28 | | | | | |

3. Serie, aufgenommen Berlin 1920.

9. Rasse, Kumamoto A. 1920, 1.

| Nr. | 1. Hg. | 2. Hg. | Kl. | 3. Hg. | Kl. | 4. Hg. | Kl. | 5. Hg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|------------|--------|--------|------|--------|------|--------|------|--------|------|-------|-------|---------|-------|
| 2 | 10 | 9 | VIII | 11 | VIII | 13 | VIII | — | — | 22 | 20 | ♂ | 85 |
| 8 | 11 | 9 | VIII | 11 | VIII | 13 | VIII | — | — | 38 | 16 | ♂ | 98 |
| 10 | 10 | 9 | IX | 8 | VIII | 12 | VIII | 9 | VI | 40 | 13 | ♀ | 101 |
| 12 | 11 | 9 | VII | 11 | VII | 12 | VII | — | — | 20 | 21 | ♂ | 84 |
| 14 | 12 | 9 | IX | 12 | IX | 12 | VIII | — | — | 28 | 18 | ♂ | 91 |
| 15 | 9 | 9 | IX | 8 | VIII | 12 | VIII | 11 | VIII | 39 | 14 | ♂ | 102 |
| 16 | 10 | 9 | VIII | 9 | VIII | 12 | VII | 9 | VIII | 22 | 16 | ♀ | 87 |
| 24 | 8 | 8 | VII | 9 | VII | 15 | VII | — | — | 27 | 16 | ♀ | 83 |
| 28 | 11 | 8 | IX | 8 | VIII | 11 | VIII | 10 | VIII | 32 | 14 | ♀ | 94 |
| 29 | 10 | 9 | VIII | 12 | VIII | 12 | VIII | — | — | 46 | 14 | ♂ | 103 |
| M ♂ | 10,8 | 9 | | 11,4 | | 12,4 | | — | | 30,8 | 17,8 | | 92,2 |
| M ♀ | 10 | 8,75 | | 8,25 | | 11,75 | | 9,75 | | 33,25 | 14,25 | | 96 |
| | | | | | | | | 43 | | | | | |
| M ♀ | 8 | 8 | | 9 | | 15 | | — | | 27 | 16 | | 83 |
| (4-Häuter) | | | | | | | | | | | | | |

Anfang Juni fand eine Kältewelle statt, die auf das Wachstum der Raupen nach der 4. Häutung schädlich wirkte. Die lange Zeitdauer zwischen 4. Häutung und Verpuppung kommt also teilweise auf Rechnung der Kältewelle. Nur die Rassen Kumamoto und Gifu fraßen während dieser Zeit schlecht.

10. Rasse Gifu A, 1921, 3.

| Nr. | 1. Hg. | 2. Hg. | Kl. | 3. Hg. | Kl. | 4. Hg. | Kl. | 5. Hg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-------------------|--------|--------|-----|--------|-----|--------|-----|--------|-----|------------|-------|---------|-------|
| 7 | 12 | 9 | VI | 13 | VI | 10 | V | — | — | 33 | 18 | ♂ | 95 |
| 8 | 12 | 9 | VI | 15 | V | 9 | V | 11 | IV | 26 | 18 | ♂ | 100 |
| 9 | 11 | 8 | VII | 12 | VI | 11 | V | 9 | II | 32 | 14 | ♀ | 97 |
| 11 | 12 | 9 | VI | 16 | V | 12 | V | — | — | 27 | 19 | ♂ | 95 |
| 14 | 13 | 8 | VI | 14 | VI | 12 | V | 18 | IV | + | | | |
| 15 | 12 | 9 | VII | 14 | VII | 14 | VI | — | — | 28 | 18 | ♂ | 95 |
| 16 | 14 | 9 | VII | 13 | VII | 10 | VII | — | — | 20 | 17 | ♂ | 83 |
| 18 | 12 | 9 | VII | 14 | VII | 11 | VII | 17 | III | 23 | 17 | ♀ | 103 |
| 20 | 13 | 10 | VI | 12 | VI | 9 | VI | 14 | IV | + | | | |
| 21 | 11 | 10 | VII | 15 | VI | 9 | VI | 10 | V | 21 | + | | |
| 22 | 14 | 8 | VII | 12 | VI | 9 | V | 8 | IV | 19 | 20 | ♂ | 90 |
| 23 | 12 | 9 | VII | 15 | VII | 11 | VI | — | — | 26 | 18 | ♂ | 91 |
| 24 | 11 | 10 | VII | 15 | VII | 11 | V | — | — | 32 | 18 | ♂ | 97 |
| 25 | 11 | 9 | VI | 14 | VI | 10 | VI | 12 | V | 21 | 18 | ♂ | 95 |
| 26 | 12 | 8 | VII | 14 | VII | 12 | V | — | — | 23 | 20 | ♂ | 89 |
| 28 | 12 | 9 | VII | 15 | VI | 10 | VI | — | — | 25 | 19 | ♂ | 90 |
| 29 | 13 | 9 | VII | 15 | VI | 11 | IV | — | — | 26 | 20 | ♂ | 94 |
| M ♂ (4-Häuter) | 12,22 | 9 | | 14,44 | | 11,22 | | — | | 26,66 | 18,44 | | 92,03 |
| M ♂ (5-Häuter) | 12,33 | 8,66 | | 13,66 | | 9,33 | | 10,33 | | 20,66 | 18,66 | | 93,63 |
| M ♀ | 11,5 | 8,5 | 13 | | 11 | | | 13 | | 31 27,5 | 15,5 | | 100 |
| | | | | | | | | | | 40,5 | | | |

11. Rasse Gifu B, 1920, 4.

| Nr. | 1. Hg. | 2. Hg. | Kl. | 3. Hg. | Kl. | 4. Hg. | Kl. | 5. Hg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----|--------|--------|------|--------|------|--------|-----|--------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 13 | 9 | VIII | 13 | VIII | 10 | VII | 27 | IV | + | | | |
| 2 | 11 | 8 | VII | 11 | VII | 12 | VI | 13 | IV | 27 | 15 | ♀ | 97 |
| 3 | 13 | 9 | VII | 13 | VII | 10 | VI | 19 | III | 23 | 15 | ♀ | 102 |
| 6 | 11 | 9 | VII | 12 | VII | 12 | VII | 10 | V | 24 | 19 | ♂ | 97 |
| 7 | 12 | 9 | VII | 15 | VII | 10 | III | — | — | 22 | 20 | ♂ | 88 |
| 8 | 12 | 8 | VIII | 13 | VIII | 10 | VII | 10 | V | + | | | |
| 9 | 11 | 8 | VII | 12 | VII | 12 | VI | 12 | IV | + | | | |
| 10 | 14 | 8 | VIII | 13 | VIII | 10 | III | — | — | 33 | 19 | ♂ | 97 |
| 12 | 12 | 8 | VII | 12 | VII | 11 | V | 20 | IV | 32 | + | | |
| 13 | 16 | 10 | VII | 12 | VII | 7 | V | 16 | III | 29 | 16 | ♂ | 106 |
| 15 | 11 | 9 | VII | 13 | VII | 13 | IV | — | — | 25 | 19 | ♂ | 90 |
| 17 | 13 | 9 | VI | 12 | VI | 11 | VI | 8 | IV | + | | | |
| 20 | 12 | 9 | VII | 11 | VII | 11 | IV | 9 | IV | + | | | |
| 23 | 13 | 8 | VII | 13 | V | 11 | IV | 30 | I | + | | | |
| 24 | 10 | 9 | VIII | 11 | VII | 12 | VII | 9 | IV | 28 | 15 | ♀ | 94 |

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|------------|---------|---------|------|---------|------|---------|-----|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 25 | 11 | 9 | VIII | 12 | VIII | 10 | VII | 9 | VII | 21 | 18 | ♂ | 90 |
| 27 | 10 | 9 | ? | 11 | VII | 10 | VII | 9 | VI | 21 | 17 | ♀ | 87 |
| 28 | 15 | 9 | VIII | 12 | VII | 8 | VII | 9 | VII | 21 | 20 | ♂ | 94 |
| 29 | 12 | 9 | VIII | 13 | VIII | 9 | VII | 9 | V | 24 | 18 | ♂ | 94 |
| 30 | 10 | 9 | VII | 11 | VII | 11 | VII | 9 | IV | 35 | 15 | ♀ | 100 |
| M ♂ | 12,33 | 8,66 | | 13,66 | | 11 | | — | | 26,66 | 19,33 | | 91,64 |
| (4-Häuter) | | | | | | | | | | | | | |
| M ♂ | 13 | 9,2 | | 12,2 | | 9,2 | | 10,6 | | 23,8 | 18,2 | | 96,2 |
| (5-Häuter) | | | | | | | | | | | | | |
| M ♀ | 10,8 | 8,8 | | 11,4 | | 11 | | 11,8 | | 26,8 | 15,4 | | 96 |
| | | | | | | | | 38,6 | | | | | |

12. Rasse Hokkaido, 1920, 5.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|------------|---------|---------|------|---------|------|---------|------|---------|------|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 17 | 9 | IX | 13 | IX | 16 | VIII | — | — | 28 | 15 | ♂ | 98 |
| 2 | 20 | 10 | IX | 11 | IX | 6 | VIII | 14 | VII | 19 | 13 | ♀ | 93 |
| 3 | 18 | 9 | IX | 11 | IX | 8 | VIII | 13 | III | 21 | 13 | ♀ | 103 |
| 5 | 13 | 9 | IX | 11 | VII | 12 | VII | — | — | 20 | 19 | ♂ | 84 |
| 7 | 17 | 9 | IX | 11 | IX | 9 | VIII | 13 | IV | 25 | 13 | ♀ | 97 |
| 8 | 13 | 9 | IX | 10 | VIII | 9 | VIII | 8 | VIII | + | | | |
| 9 | 20 | 11 | VIII | 10 | VIII | 7 | VIII | 17 | IV | 21 | 14 | ♀ | 100 |
| 10 | 13 | 10 | IX | 13 | VII | 11 | IV | 15 | III | 21 | 14 | ♀ | 97 |
| 11 | 19 | 10 | VIII | 15 | VIII | 6 | VIII | 12 | VIII | 18 | 13 | ♀ | 93 |
| 12 | 11 | 10 | IX | 10 | VIII | 10 | VIII | — | — | 31 | 15 | ♀ | 87 |
| 13 | 10 | 9 | IX | 12 | IX | 12 | VI | 9 | II | 32 | 13 | ♀ | 97 |
| 14 | 14 | 8 | IX | 10 | VIII | 11 | VIII | 9 | VIII | 22 | 14 | ♀ | 88 |
| 16 | 12 | 8 | IX | 10 | VIII | 13 | VIII | 10 | III | + | | | |
| 17 | 17 | 9 | IX | 10 | IX | 8 | VIII | — | — | 33 | 12 | ♀ | 89 |
| 18 | 17 | 10 | IX | 10 | VIII | 8 | VIII | 9 | VIII | 22 | 13 | ♀ | 89 |
| 20 | 15 | 8 | IX | 11 | IX | 10 | IX | — | — | 29 | 15 | ♀ | 88 |
| 21 | 13 | 9 | IX | 10 | IX | 10 | VIII | — | — | 33 | + | | |
| 22 | 10 | 8 | IX | 9 | IX | 11 | V | 10 | III | 19 | + | | |
| 24 | 14 | 9 | VIII | 12 | VIII | 9 | VIII | — | — | 29 | 16 | ♂ | 89 |
| 25 | 14 | 9 | IX | 13 | IX | 9 | IX | — | — | 23 | 19 | ♂ | 87 |
| 27 | 15 | 9 | IX | 12 | IX | 10 | VII | — | — | 22 | 21 | ♂ | 89 |
| 28 | 13 | 9 | VIII | 12 | VIII | 11 | VIII | — | — | 24 | + | | |
| 29 | 10 | 9 | IX | 9 | IX | 15 | VIII | 9 | V | + | | | |
| M ♂ | 14,6 | 9 | | 12,2 | | 11,2 | | — | | 24,4 | 18 | | 89,4 |
| M ♀ | 14,33 | 9 | | 10,33 | | 9,33 | | — | | 31 | 14 | | 88 |
| (4-Häuter) | | | | | | | | | | | | | |
| M ♀ | 16,44 | 9,56 | | 11,44 | | 8,66 | | 12,33 | | 22,33 | 13,33 | | 94,9 |
| (5-Häuter) | | | | | | | | 34,66 | | | | | |

13. Rasse Aomori 1920, 8.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|------------|---------|---------|-----|---------|-----|---------|-----|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 15 | 8 | I | 11 | I | 9 | I | — | — | 21 | 18 | ♂ | 82 |
| 2 | 14 | 9 | I | 10 | I | 7 | I | 8 | I | 25 | 14 | ♀ | 87 |
| 4 | 11 | 9 | VII | 12 | VII | 8 | V | 11 | III | 34 | 14 | ♀ | 99 |
| 5 | 14 | 8 | I | 11 | I | 7 | I | 8 | I | 22 | 17 | ♂ | 87 |
| 6 | 12 | 8 | VII | 11 | VII | 9 | VI | 9 | II | 24 | 16 | ♀ | 89 |
| 7 | 15 | 9 | VI | 11 | V | 9 | V | — | — | 22 | 18 | ♂ | 84 |
| 10 | 12 | 8 | II | 11 | I | 8 | I | — | — | 36 | 16 | ♂ | 91 |
| 11 | 15 | 8 | VII | 11 | VII | 8 | VII | 8 | IV | 21 | 18 | ♂ | 89 |
| 14 | 12 | 8 | VII | 10 | VII | 10 | VI | 11 | III | 26 | 15 | ♀ | 92 |
| 15 | 14 | 8 | VI | 11 | V | 10 | V | — | — | 23 | 18 | ♂ | 84 |
| 16 | 13 | 7 | II | 11 | I | 8 | I | 9 | I | 23 | 16 | ♀ | 87 |
| 17 | 12 | 8 | VI | 11 | VI | 8 | VI | 9 | III | 24 | 15 | ♀ | 87 |
| 18 | 11 | 8 | V | 12 | V | 9 | V | 8 | III | 22 | 15 | ♀ | 85 |
| 19 | 13 | 8 | VII | 12 | VII | 8 | VI | 11 | IV | 26 | 14 | ♀ | 92 |
| 20 | 14 | 8 | V | 12 | V | 9 | V | — | — | 24 | 20 | ♂ | 87 |
| 21 | 14 | 8 | VII | 10 | VII | 8 | VI | 8 | VI | 25 | 15 | ♀ | 88 |
| 23 | 15 | 8 | II | 10 | II | 7 | II | 8 | I | 23 | 18 | ♂ | 89 |
| 24 | 13 | 8 | V | 11 | V | 8 | V | 11 | III | 26 | 15 | ♀ | 92 |
| 25 | 15 | 8 | VI | 11 | VI | 8 | VI | — | — | 20 | 20 | ♂ | 82 |
| 26 | 16 | 9 | I | 10 | I | 7 | I | 9 | I | 23 | 9 | ♀ | 83 |
| 28 | 13 | 8 | III | 11 | I | 8 | I | 9 | I | 26 | 17 | ♀ | 92 |
| 30 | 11 | 8 | VI | 11 | VI | 9 | IV | 8 | IV | 22 | 16 | ♀ | 85 |
| M ♂ | 14,16 | 8,16 | | 11,16 | | 8,83 | | — | | 22,66 | 18,33 | | 83,30 |
| (4-Häuter) | | | | | | | | | | | | | |
| M ♂ | 14,66 | 8 | | 10,66 | | 7,33 | | 8 | | 22 | 17,66 | | 88,31 |
| (5-Häuter) | | | | | | | | | | | | | |
| M ♀ | 12,7 | 8,13 | | 10,9 | | 8,23 | | 9,4 | | 25,1 | 14,7 | | 89,16 |
| | | | | | | | | 34,5 | | | | | |

14. Rasse Ogi, 1920, 9.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----|---------|---------|------|---------|------|---------|------|---------|------|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 21 | 14 | VIII | 8 | VIII | 10 | VIII | 17 | V | + | | | |
| 2 | 14 | 9 | VII | 11 | VII | 7 | VII | 11 | V | + | | | |
| 3 | 15 | 8 | VII | 12 | VII | 8 | VII | 15 | V | + | | | |
| 6 | 15 | 11 | VIII | 9 | VII | 7 | VII | 21 | V | 18 | 19 | ♂ | 100 |
| 7 | 14 | 9 | VIII | 11 | VIII | 9 | VII | 18 | V | 29 | 15 | ♀ | 105 |
| 8 | 13 | 9 | VIII | 11 | VIII | 8 | VIII | 10 | V | 23 | 18 | ♂ | 92 |
| 9 | 13 | 9 | IX | 11 | VIII | 8 | VIII | 8 | V | + | | | |
| 13 | 15 | 10 | VIII | 10 | VIII | 7 | VIII | 18 | VIII | 18 | 18 | ♂ | 96 |
| 15 | 15 | 10 | VIII | 11 | VII | 7 | VII | 16 | V | 20 | 18 | ♀ | 97 |
| 16 | 14 | 9 | VIII | 12 | VIII | 10 | V | — | — | 24 | 20 | ♂ | 89 |
| 17 | 15 | 10 | IX | 11 | IX | 11 | VIII | 16 | V | 19 | 15 | ♀ | 97 |
| 18 | 14 | 8 | VI | 11 | VI | 8 | VI | — | — | 27 | 18 | ♂ | 86 |
| 20 | 14 | 9 | VIII | 12 | VII | 8 | VII | 19 | V | 21 | + | | |

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|------------|---------|---------|------|---------|------|---------|------|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 21 | 14 | 10 | VII | 11 | VII | 7 | VII | 23 | V | 28 | + | | |
| 22 | 15 | 10 | VIII | 10 | VIII | 8 | VIII | 16 | IV | 20 | 16 | | 95 |
| 24 | 14 | 10 | VII | 10 | VII | 7 | VII | 12 | V | 21 | 19 | | 93 |
| 25 | 14 | 9 | VII | 11 | VII | 9 | VI | 17 | I | 19 | 15 | | 94 |
| 26 | 16 | 11 | VII | 10 | VII | 7 | VII | 16 | V | 20 | 15 | | 95 |
| 27 | 14 | 9 | VIII | 11 | VIII | 9 | VIII | 20 | V | 23 | 15 | | 101 |
| 28 | 14 | 9 | VI | 11 | VI | 9 | V | 12 | V | 32 | 15 | | 102 |
| 29 | 16 | 10 | VIII | 10 | VIII | 7 | VIII | 15 | VI | 20 | 18 | | 96 |
| 30 | 17 | 11 | VII | 10 | VII | 7 | VII | — | — | 32 | 18 | | 95 |
| M ♂ | 15 | 9,33 | | 11 | | 8,33 | | — | | 27,66 | 18,66 | | 90 |
| (4-Häuter) | | | | | | | | | | | | | |
| M ♂ | 14,66 | 10 | | 10,16 | | 7,33 | | 15,33 | | 20 | 18,33 | | 95,81 |
| (5-Häuter) | | | | | | | | 35,33 | | | | | |
| M ♀ | 14,57 | 9,57 | | 10,7 | | 8,86 | | 16,43 | | 23,14 | 15,14 | | 98,41 |
| | | | | | | | | 39,57 | | | | | |

15. Rasse Delitzsch, 1920, 17.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|------------|---------|---------|-----|---------|-----|---------|-----|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 11 | 8 | I | 11 | I | 13 | I | — | — | 21 | 17 | | 81 |
| 4 | 10 | 8 | III | 10 | II | 12 | I | — | — | 22 | 13 | | 75 |
| 5 | 11 | 7 | III | 10 | III | 10 | III | 10 | III | 25 | 14 | | 87 |
| 6 | 10 | 8 | IV | 9 | III | 12 | III | — | — | 21 | 20 | | 80 |
| 7 | 11 | 7 | II | 9 | II | 11 | I | — | — | 15 | 23 | | 76 |
| 10 | 12 | 9 | III | 10 | III | 10 | II | — | — | 16 | 22 | | 79 |
| 11 | 11 | 7 | IV | 11 | III | 9 | III | 7 | II | 19 | 16 | | 80 |
| 13 | 10 | 8 | III | 8 | III | 11 | III | 8 | III | 19 | 15 | | 79 |
| 14 | 11 | 10 | I | 11 | I | 13 | I | — | — | 23 | 16 | | 84 |
| 15 | 12 | 8 | I | 14 | I | 11 | I | — | — | 24 | 16 | | 85 |
| 16 | 10 | 8 | III | 9 | III | 14 | I | — | — | 22 | 16 | | 79 |
| 17 | 13 | 8 | III | 9 | III | 9 | III | — | — | 13 | 23 | | 75 |
| 18 | 15 | 10 | IV | 5 | IV | 10 | IV | — | — | 14 | 22 | | 76 |
| 19 | 10 | 8 | I | 11 | I | 12 | I | — | — | 19 | 20 | | 80 |
| 20 | 11 | 8 | I | 10 | I | 11 | I | — | — | 17 | 22 | | 79 |
| 21 | 10 | 8 | III | 9 | III | 11 | III | 8 | III | 23 | 15 | | 84 |
| 22 | 13 | 8 | III | 10 | III | 10 | II | — | — | 16 | 21 | | 78 |
| 23 | 11 | 8 | IV | 11 | IV | 11 | IV | — | — | 20 | 20 | | 81 |
| 24 | 11 | 7 | I | 9 | I | 10 | I | 8 | I | 19 | 16 | | 80 |
| 25 | 13 | 8 | II | 11 | II | 11 | II | — | — | 21 | 18 | | 82 |
| 26 | 16 | 8 | III | 12 | II | 8 | I | — | — | 21 | 19 | | 84 |
| 27 | 11 | 8 | III | 10 | III | 11 | III | — | — | 21 | 21 | | 82 |
| 28 | 11 | 8 | III | 10 | III | 9 | III | 8 | III | 21 | 16 | | 83 |
| 29 | 10 | 8 | IV | 7 | IV | 11 | III | 9 | III | 21 | 16 | | 82 |
| 30 | 11 | 8 | III | 10 | III | 9 | II | 8 | I | 18 | 16 | | 80 |
| M ♂ | 12,17 | 8,17 | | 9,75 | | 10,5 | | — | | 17,83 | 20,91 | | 79,33 |
| M ♀ | | | | | | | | | | | | | |
| (4-Häuter) | 10,8 | 8,4 | | 10,8 | | 12,6 | | — | | 22,4 | 15,6 | | 80,6 |
| M ♀ | | | | | | | | | | | | | |
| (5-Häuter) | 10,63 | 7,63 | | 9,25 | | 10 | | 8,25 | | 20,62 | 15,5 | | 81,87 |
| | | | | | | | | 28,87 | | | | | |

4. Serie, aufgenommen Berlin 1921.

18. Rasse Hokkaido (Mutter Fünfhäuter). 1921, 61.

| Nr. | 1. Hg. | 2. Hg. | Kl. | 3. Hg. | Kl. | 4. Hg. | Kl. | 5. Hg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----|--------|--------|------|--------|------|--------|------|--------|------|-------|-------|---------|-------|
| 2 | 11 | 6 | VIII | 8 | VIII | 12 | VIII | — | — | 17 | 14 | ♀ | 68 |
| 3 | 11 | 7 | IX | 7 | IX | 9 | VIII | 10 | VIII | + | | | |
| 5 | 11 | 6 | IX | 7 | IX | 11 | IX | — | — | 24 | 14 | ♀ | 73 |
| 7 | 11 | 7 | VIII | 8 | VIII | 13 | VIII | — | — | 16 | 14 | ♂ | 69 |
| 8 | 11 | 7 | VIII | 7 | VIII | 15 | VIII | — | — | 19 | + | | |
| 9 | 11 | 7 | IX | 7 | IX | 13 | VIII | — | — | 16 | 14 | ♂ | 68 |
| 10 | 11 | 6 | VIII | 8 | VIII | 12 | VIII | — | — | 16 | 15 | ♂ | 68 |
| M ♀ | 11 | 6,66 | | 7,66 | | 12,66 | | | | 16 | 14,33 | | 68,31 |
| M ♂ | 11 | 6 | | 7,5 | | 11,5 | | | | 20,5 | 14 | | 70,5 |

19. Rasse Ogi (Vater Fünfhäuter). 1921, 62.

| Nr. | 1. Hg. | 2. Hg. | Kl. | 3. Hg. | Kl. | 4. Hg. | Kl. | 5. Hg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|------------|--------|--------|------|--------|------|--------|------|--------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 11 | 7 | VII | 8 | VII | 12 | VII | 12 | IV | 16 | 22 | ♀ | 88 |
| 4 | 11 | 7 | VIII | 9 | VII | 11 | VI | 11 | III | 16 | 24 | ♂ | 89 |
| 7 | 11 | 7 | VIII | 7 | VIII | 11 | VIII | 10 | V | 16 | 23 | ♂ | 85 |
| 9 | 11 | 8 | VIII | 10 | VII | 14 | IV | — | — | 18 | 22 | ♂ | 83 |
| 10 | 11 | 8 | VIII | 9 | VIII | 15 | III | — | — | 18 | 20 | ♂ | 81 |
| 11 | 11 | 8 | VII | 8 | VII | 15 | IV | — | — | 19 | 23 | ♂ | 84 |
| 16 | 12 | 7 | VII | 7 | VII | 12 | V | 11 | IV | 16 | 23 | ♂ | 88 |
| 18 | 12 | 7 | VIII | 9 | VIII | 14 | VII | 9 | V | 15 | 24 | ♂ | 90 |
| M ♀ | 11 | 7 | | 8 | | 12 | | 12 | | 16 | 22 | | 88 |
| M ♂ | 11 | 8 | | 9 | | 14,66 | | — | | 18,33 | 21,66 | | 82,66 |
| (4-Häuter) | | | | | | | | | | | | | |
| M ♂ | 11,5 | 7 | | 8 | | 12 | | 10,25 | | 15,75 | 23,5 | | 88 |
| (5-Häuter) | | | | | | | | | | | | | |

20. Rasse Ogi. 1921, 73.

| Nr. | 1. Hg. | 2. Hg. | Kl. | 3. Hg. | Kl. | 4. Hg. | Kl. | 5. Hg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----|--------|--------|------|--------|------|----------------------|-----|--------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 11 | 8 | VIII | 8 | VIII | 12 | VII | 13 | IV | + | | | |
| 2 | 11 | 7 | VII | 8 | VII | 12 | VII | 12 | V | 16 | 21 | ♀ | 87 |
| 3 | 11 | 7 | VII | 7 | VII | 11 | VII | 11 | VI | 15 | 22 | ♂ | 84 |
| 4 | 11 | 7 | VIII | 7 | VIII | 11 | VII | 10 | VI | 16 | 18 | ♂ | 80 |
| 5 | 11 | 8 | VIII | 9 | VIII | 13 | VII | 11 | V | 19 | 23 | ♀ | 94 |
| 6 | 11 | 8 | VI | 8 | VI | 13 | VI | 11 | VI | 18 | 22 | ♀ | 91 |
| 8 | 11 | 8 | VIII | 9 | VIII | 14 | VI | — | — | 17 | 20 | ♂ | 79 |
| 9 | 11 | 7 | VII | 8 | VII | 13 | VII | 13 | IV | + | | | |
| 10 | 11 | 7 | VII | 7 | VII | 11 | VII | 12 | VI | 17 | + | | |
| 11 | 11 | 7 | VII | 6 | VII | 12 (l. VII r. VI) | 12 | V | V | 17 | 23 | ♂ | 88 |

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|------------|---------|---------|------|---------|------|---------|-----|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 12 | 11 | 8 | VII | 8 | VII | 12 | VII | 12 | IV | + | | | |
| 13 | 11 | 8 | VII | 8 | VIII | 13 | VII | 10 | V | 17 | 21 | ♀ | 88 |
| 14 | 11 | 7 | VII | 8 | VII | 12 | VII | 11 | V | 18 | 20 | ♀ | 87 |
| 15 | 11 | 8 | VI | 7 | VII | 12 | VII | 12 | V | 20 | 21 | ♀ | 91 |
| 16 | 11 | 8 | VIII | 7 | VII | 12 | VII | 11 | V | 16 | + | | |
| 17 | 11 | 7 | VII | 9 | VII | 10 | VII | 10 | VI | 17 | 23 | ♂ | 87 |
| 18 | 11 | 7 | VII | 7 | VII | 13 | VI | 13 | V | 18 | 22 | ♀ | 91 |
| 19 | 11 | 8 | VII | 9 | VII | 14 | VI | — | — | 18 | 23 | ♂ | 83 |
| 20 | 11 | 6 | VIII | 8 | VIII | 23 | VI | — | — | 16 | 23 | ♂ | 87 |
| M ♀ | 11 | 7,57 | | 7,86 | | 12,57 | | 11,43 | | 16,57 | 21,43 | | 88,43 |
| M ♂ | 11 | 7,33 | | 8,66 | | 17 | | — | | 17 | 22 | | 83 |
| (4-Häuter) | | | | | | | | | | | | | |
| M ♂ | 11 | 7 | | 7,25 | | 11 | | 10,75 | | 16,25 | 21,5 | | 84,75 |
| (5-Häuter) | | | | | | | | | | | | | |
| 27 | | | | | | | | | | | | | |

21. Rasse Aomori (Minus). 1921, 63.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|------------|---------|---------|-----|---------|-----|---------|-----|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 11 | 7 | I | 7 | I | 11 | I | 11 | I | 19 | 20 | ♀ | 86 |
| 2 | 11 | 7 | I | 7 | I | 10 | I | 10 | I | 19 | 22 | ♂ | 86 |
| 9 | 11 | 7 | I | 9 | I | 13 | I | — | — | 20 | 22 | ♂ | 82 |
| 10 | 11 | 8 | I | 8 | I | 10 | I | 11 | I | 16 | 22 | ♂ | 86 |
| 18 | 11 | 6 | I | 7 | I | 11 | I | 12 | I | 19 | 20 | ♀ | 86 |
| M ♀ | 11 | 6,5 | | 6,5 | | 11 | | 11,5 | | 19 | 20 | | 85,5 |
| | | | | | | | | | | 30,5 | | | |
| M ♂ | 11 | 7 | | 9 | | 13 | | — | | 20 | 22 | | 82 |
| (4-Häuter) | | | | | | | | | | | | | |
| M ♂ | 11 | 7,5 | | 7,5 | | 10 | | 10,5 | | 17,5 | 22 | | 86 |
| (5-Häuter) | | | | | | | | | | | | | |
| 28 | | | | | | | | | | | | | |

22. Rasse Aomori (Plus). 1921, 64.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----|---------|---------|-----|---------|-----|---------|-----|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 10 | 7 | V | 8 | IV | 11 | IV | 11 | II | 18 | 19 | ♀ | 84 |
| 2 | 10 | 7 | V | 10 | V | 15 | V | — | — | 20 | 23 | ♂ | 85 |
| 3 | 10 | 8 | V | 9 | V | 21 | IV | — | — | 20 | + | | |
| 4 | 10 | 8 | VII | 8 | VII | 11 | VII | 10 | III | + | | | |
| 6 | 10 | 8 | VI | 8 | VI | 12 | VI | 11 | II | 20 | + | | |
| 7 | 10 | 7 | VI | 7 | VI | 12 | IV | 15 | IV | + | | | |

24. Rasse Sofia (1921, 77).

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----|---------|---------|-----|---------|-----|---------|-----|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 2 | 11 | 6 | I | 8 | I | 14 | I | — | — | 19 | + | | |
| 3 | 11 | 6 | I | 7 | I | 13 | I | — | — | 19 | + | | |
| 5 | 11 | 7 | I | 7 | I | 12 | I | — | — | 17 | 15 | ♀ | 69 |
| 7 | 11 | 7 | I | 8 | I | 13 | I | — | — | 19 | 15 | ♀ | 73 |
| 9 | 11 | 6 | I | 7 | I | 12 | I | 12 | — | 20 | + | | |
| 10 | 11 | 8 | I | 8 | I | 13 | I | — | — | 20 | 16 | ♀ | 76 |
| 11 | 11 | 8 | I | 8 | I | 12 | I | — | — | 18 | + | | |
| 12 | 11 | 7 | I | 8 | I | 14 | I | — | — | 19 | + | | |
| 13 | 11 | 8 | I | 9 | I | 13 | I | — | — | 18 | 15 | ♀ | 74 |
| 17 | 11 | 7 | I | 9 | I | 11 | I | 10 | I | 16 | + | | |
| 18 | 11 | 7 | I | 8 | I | 14 | I | — | — | 16 | 15 | ♀ | 71 |
| 19 | 11 | 7 | I | 7 | I | 13 | I | — | — | 20 | + | | |
| 20 | 11 | 7 | I | 7 | I | 11 | I | 11 | I | + | | | |
| M ♀ | 11 | 7,5 | | 8,25 | | 13,25 | | — | | 18,25 | 15,25 | | 73,5 |
| M ♂ | 11 | 7 | | 7 | | 12 | | — | | 17 | 15 | | 69 |

B. F₁ Bastarde.

a) Aus der 1. Serie.

25. F₁ Hokkaido ♀ × Aomori ♂ XA 44, 1917.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----|---------|---------|------|---------|------|---------|-----|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 11 | 7 | VIII | 10 | IV | 9 | I | — | — | 13 | 18 | ♀ | 68 |
| 2 | 11 | 8 | VIII | 9 | VII | 9 | IV | — | — | 17 | 17 | ♀ | 71 |
| 3 | 10 | 7 | VIII | 9 | IV | 9 | I | — | — | 15 | 18 | ♀ | 68 |
| 4 | 12 | 7 | VIII | 9 | III | 9 | I | — | — | 15 | 18 | ♀ | 70 |
| 5 | 11 | 8 | IX | 10 | III | 8 | I | — | — | 18 | 17 | ♀ | 72 |
| 6 | 11 | 9 | IX | 9 | VI | 10 | III | — | — | 16 | 19 | ♀ | 74 |
| 7 | 11 | 12 | IX | 8 | VII | 8 | III | — | — | 15 | 18 | ♀ | 72 |
| 8 | 10 | 7 | VIII | 10 | VI | 10 | III | — | — | 16 | 18 | ♀ | 71 |
| 9 | 10 | 7 | VII | 10 | VI | 9 | I | — | — | 16 | 19 | ♀ | 71 |
| 10 | 11 | 8 | VIII | 10 | V | 9 | III | — | — | 14 | 18 | ♀ | 70 |
| 11 | 10 | 7 | VII | 10 | V | 8 | III | — | — | 15 | 18 | ♀ | 68 |
| 12 | 10 | 7 | VIII | 10 | V | 10 | I | — | — | 15 | 18 | ♀ | 70 |
| 13 | 12 | 8 | VIII | 10 | V | 9 | II | — | — | 15 | 19 | ♀ | 73 |
| 14 | 10 | 7 | VII | 9 | V | 9 | III | — | — | 14 | 19 | ♀ | 68 |
| 15 | 10 | 7 | VIII | 8 | VI | 9 | IV | — | — | 15 | 18 | ♀ | 67 |
| 16 | 10 | 8 | IX | 9 | V | 10 | I | — | — | 14 | 18 | ♀ | 69 |
| 17 | 10 | 8 | VIII | 9 | V | 8 | I | — | — | 17 | 17 | ♀ | 69 |
| 18 | 11 | 7 | VIII | 9 | VI | 11 | II | — | — | 17 | 19 | ♀ | 74 |
| 19 | 11 | 6 | VIII | 10 | VII | 10 | I | — | — | 14 | 19 | ♀ | 70 |
| 20 | 11 | 7 | IX | 10 | V | 10 | III | — | — | 16 | 18 | ♀ | 72 |
| 21 | 10 | 7 | VIII | 9 | VIII | 10 | II | — | — | 15 | 17 | ♀ | 78 |
| 22 | 10 | 7 | VIII | 10 | IV | 9 | I | — | — | 13 | + | | |
| 23 | 10 | 7 | VIII | 11 | VI | 9 | I | — | — | 16 | 18 | ♀ | 71 |
| 24 | 10 | 7 | VIII | 10 | VI | 10 | V | — | — | 16 | 18 | ♀ | 71 |
| 25 | 10 | 7 | VII | 10 | VI | 9 | I | — | — | 13 | 18 | ♀ | 67 |
| 26 | 11 | 8 | VIII | 9 | VI | 9 | IV | — | — | 15 | 18 | ♀ | 70 |
| 27 | 12 | 8 | VIII | 8 | V | 9 | III | — | — | 14 | 18 | ♀ | 70 |
| 28 | 11 | 10 | IX | 8 | V | 10 | I | — | — | 19 | 18 | ♀ | 77 |
| 29 | 10 | 8 | VIII | 10 | V | 9 | III | — | — | 19 | 18 | ♀ | 75 |
| 30 | 11 | 9 | IX | 9 | V | 10 | III | — | — | 16 | 18 | ♀ | 74 |
| M ♂ | 10,6 | 7,66 | | 9,4 | | 9,27 | | — | | 15,43 | 18,1 | | 71,03 |

26. F₁ Massachusetts ♀ × Gifu ♂ XA 46, 1917.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----|---------|---------|-----|---------|-----|---------|-----|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 10 | 8 | VI | 10 | I | 11 | I | — | — | 17 | 18 | ♂ | 74 |
| 2 | 10 | 8 | III | 10 | I | 12 | I | — | — | 17 | 19 | ♂ | 76 |
| 3 | 10 | 7 | V | 10 | III | 10 | I | — | — | 18 | 19 | ♂ | 74 |
| 5 | 10 | 8 | V | 10 | III | 10 | I | + | | | | | |
| 6 | 14 | 9 | III | 8 | III | 8 | II | + | | | | | |
| 7 | 12 | 8 | VI | 9 | IV | 8 | I | 10 | I | + | | | |
| 8 | 10 | 8 | ? | 8 | IV | 13 | IV | 8 | I | + | | | |
| 9 | 14 | 8 | V | 8 | IV | 7 | I | 10 | I | + | | | |
| 11 | 12 | 8 | IV | 9 | III | 8 | II | 13 | II | + | | | |
| 13 | 12 | 8 | III | 9 | III | 8 | II | 11 | I | + | | | |
| 15 | 12 | 8 | V | 9 | IV | 7 | I | 13 | I | + | | | |
| 17 | 14 | 8 | IV | 8 | III | 6 | I | 10 | I | + | | | |
| 18 | 11 | 8 | VII | 11 | III | 10 | II | + | | | | | |
| 19 | 12 | 9 | IV | 8 | IV | 8 | II | 10 | II | + | | | |
| 20 | 13 | 9 | V | 8 | III | 8 | III | 12 | III | + | | | |
| 21 | 10 | 7 | ? | 10 | V | 11 | IV | + | | | | | |
| 22 | 13 | 8 | VI | 9 | IV | 9 | I | 13 | I | + | | | |
| 24 | 12 | 8 | V | 10 | III | 10 | I | + | | | | | |
| 25 | 12 | 9 | III | 8 | III | 7 | I | 11 | I | + | | | |
| 27 | 12 | 8 | IV | 8 | III | 7 | III | 9 | III | 16 | 15 | ♀ | 75 |
| 28 | 13 | 8 | V | 8 | III | 8 | I | 12 | I | + | | | |
| 29 | 12 | 10 | III | 8 | III | 6 | I | 10 | I | + | | | |
| 30 | 12 | 8 | III | 8 | II | 7 | I | 12 | I | + | | | |
| M ♂ | 10 | 7,66 | | 10 | | 11 | | — | | 17,33 | 18,66 | | 74,66 |
| M ♀ | 12 | 8 | | 8 | | 7 | | 9 | | 16 | 15 | | 75 |

27. F₁ Massachusetts ♀ × Ogi ♂.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----|---------|---------|-----|---------|-----|---------|-----|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 1 | ? | ? | VI | 9 | IV | 10 | I | + | | | | | |
| 2 | 12 | 9 | V | 8 | III | 9 | III | — | — | 16 | 20 | ♂ | 74 |
| 5 | 13 | 9 | V | 7 | IV | 7 | I | 11 | I | + | | | |
| 6 | ? | ? | ? | ? | III | 11 | I | — | — | 18 | 17 | ♀ J | 69 |
| 7 | ? | ? | ? | ? | V | 8 | V | + | | | | | |
| 8 | ? | ? | V | 8 | V | 7 | III | + | | | | | |
| 9 | ? | ? | V | 11 | IV | 10 | II | — | — | 17 | 18 | ♂ | 73 |
| 10 | ? | ? | V | 8 | IV | 10 | I | + | | | | | |
| 11 | ? | ? | VI | 9 | VI | 8 | IV | — | — | 17 | 18 | ♂ | 68 |
| 12 | 11 | 9 | V | 9 | IV | 8 | III | — | — | 17 | 20 | ♂ | 74 |
| 13 | 11 | 9 | V | 8 | IV | 8 | IV | — | — | 16 | 18 | ♂ | 70 |
| 14 | ? | ? | V | 10 | IV | 8 | II | 10 | I | 15 | 17 | ♀ J | 77 |
| 15 | ? | ? | V | 9 | V | 8 | IV | 10 | I | 16 | 17 | ♀ J | 76 |
| 16 | 12 | 8 | V | 8 | V | 7 | III | 9 | I | 15 | 18 | ♀ J | 77 |

29. F₁ Ogi ♀ × Fiume ♂ XB 58. 1917.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | 3. Htg. | 4. Htg. | 5. Htg. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|----------------|---------|---------|---------|---------|---------|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 9 | 6 | 7 | 8 | 9 | 15 | 15 | ♀ | 69 |
| 2 | 10 | 7 | 7 | 8 | 8 | 14 | 19 | ♂ | 73 |
| 3 | 9 | 7 | 7 | 12 | — | 16 | 18 | ♂ | 69 |
| 4 | 12 | 6 | 7 | 7 | 7 | 15 | 18 | ♂ | 72 |
| 5 | 10 | 7 | 8 | 8 | 6 | 13 | 17 | ♂ | 69 |
| 6 | 10 | 7 | 7 | 8 | 10 | 13 | 20 | ♂ | 75 |
| 7 | 11 | 7 | 7 | 8 | 8 | 13 | 20 | ♂ | 74 |
| 8 | 10 | 7 | 8 | 12 | — | 22 | 19 | ♂ | 78 |
| 9 | 11 | 7 | 8 | 7 | 7 | + | — | | |
| 10 | 12 | 7 | 7 | 7 | 7 | 16 | 18 | ♂ | 74 |
| 11 | 10 | 5 | 8 | 8 | 8 | 14 | 15 | ♀ | 68 |
| 12 | 10 | 6 | 8 | 8 | 8 | 17 | 18 | ♂ | 75 |
| 13 | 10 | 7 | 7 | 8 | 15 | 16 | 19 | ♂ | 82 |
| 14 | 10 | 6 | 8 | 9 | 7 | 18 | 14 | ♀ | 72 |
| 15 | 10 | 6 | 7 | 8 | 8 | 19 | 14 | ♀ | 72 |
| 16 | 10 | 6 | 7 | 8 | 7 | 16 | 15 | ♀ | 69 |
| 17 | 10 | 6 | 7 | 8 | 8 | 16 | 19 | ♂ | 74 |
| 18 | 10 | 7 | 7 | 17 | — | 19 | 20 | ♂ | 80 |
| 19 | 10 | 6 | 7 | 8 | 8 | 15 | 18 | ♂ | 72 |
| 20 | 9 | 6 | 8 | 10 | — | 17 | 18 | ♂ | 68 |
| M ♀ | 9,8 | 5,8 | 7,4 | 8,2 | 7,8 | 16,4 | 14,6 | | 70 |
| | | | | | 24,2 | | | | |
| M ♂ (4-Häuter) | 9,5 | 6,75 | 7,5 | 12,75 | — | 18,5 | 18,75 | | 73,75 |
| M ♂ (5-Häuter) | 10,5 | 6,6 | 7,2 | 7,8 | 8,5 | 14,8 | 18,6 | | 74 |
| | | | | | 23,3 | | | | |

c) Aus der 4. Serie ¹⁾.30. F₁ Kumamoto A ♀ × Gifu A ♂, 1921, 13.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|------------|---------|---------|------|---------|-----|---------|-----|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 5 | 10 | 8 | VIII | 9 | VII | 12 | VII | 11 | II | 18 | 21 | ♀ | 89 |
| 13 | 10 | 8 | VII | 10 | VII | 13 | V | — | — | 18 | 22 | ♂ | 81 |
| 18 | 10 | 7 | VI | 11 | VI | 13 | VI | — | — | 19 | 16 | ♀ | 76 |
| M ♂ | 10 | 8 | | 10 | | 13 | | — | | 18 | 22 | | 81 |
| M ♀ | 10 | 7 | | 11 | | 13 | | — | | 19 | 16 | | 76 |
| (4-Häuter) | | | | | | | | | | | | | |
| M ♀ | 10 | 8 | | 9 | | 12 | | 11 | | 18 | 21 | | 89 |
| (5-Häuter) | | | | | | | | 29 | | | | | |

¹⁾ Die meist geringen Individuenzahlen dieser Serie erklären sich durch das Vorhandensein einer Infektionskrankheit.

31. F₁ Gifu A ♀ × Kumamoto A ♂ 1921, 37.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----|---------|---------|------|---------|------|---------|-----|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 10 | 8 | VIII | 9 | VIII | 13 | VII | — | — | 22 | 19 | ♂ | 81 |
| 16 | 10 | 8 | VIII | 9 | VIII | 14 | VII | — | — | 17 | 21 | ♂ | 79 |
| M ♂ | 10 | 8 | | 9 | | 14,5 | | — | — | 19,5 | 20 | | 80 |

32. F₁ Kumamoto A ♀ × Tessin ♂ 1921, 17.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|------------|---------|---------|-----|---------|-----|---------|-----|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 3 | 10 | 9 | V | 8 | V | 11 | V | 11 | I | 16 | 13 | ♀ | 78 |
| 4 | 10 | 9 | V | 9 | IV | 13 | I | — | — | 19 | 16 | ♀ | 76 |
| 11 | 10 | 9 | VI | 10 | V | 13 | V | — | — | 17 | 21 | ♂ | 80 |
| 18 | 10 | 9 | VI | 10 | IV | 14 | III | — | — | 19 | 16 | ♂ | 78 |
| 19 | 10 | 9 | VII | 10 | VII | 14 | V | 13 | III | 19 | 23 | ♀ | 98 |
| 20 | 10 | 9 | VI | 9 | VI | 14 | I | — | — | 18 | 16 | ♀ | 76 |
| M ♂ | 10 | 9 | | 10 | | 13 | | — | | 17 | 21 | | 80 |
| M ♀ | 10 | 9 | | 9,5 | | 13,5 | | — | | 19 | 16 | | 77 |
| (4-Häuter) | | | | | | | | | | | | | |
| M ♀ | 10 | 9 | | 9 | | 12,5 | | 12 | | 17,5 | 18 | | 88 |
| (5-Häuter) | | | | | | | | 29,5 | | | | | |

33. Tessin ♀ × Kumamoto A ♂ 1921, 30.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|------------|---------|---------|------|---------|------|---------|-----|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 5 | 8 | 6 | VIII | 9 | VIII | 14 | IV | — | — | 18 | 16 | ♀ | 71 |
| 10 | 8 | 6 | VIII | 10 | VII | 14 | V | — | — | 15 | 18 | ♀ | 71 |
| 12 | 8 | 6 | VII | 12 | VII | 13 | II | — | — | 18 | 17 | ♀ | 74 |
| 17 | 10 | 6 | VII | 9 | VII | 9 | VII | 10 | I | 17 | 23 | ♀ | 84 |
| 20 | 10 | 6 | VIII | 9 | VIII | 9 | VI | 10 | I | 15 | 21 | ♀ | 80 |
| M ♂ | 8 | 6 | | 10 | | 14 | | — | | 15 | 18 | | 71 |
| M ♀ | 8 | 6 | | 10,5 | | 13,5 | | — | | 18 | 16,5 | | 72,5 |
| (4-Häuter) | | | | | | | | | | | | | |
| M ♀ | 10 | 6 | | 9 | | 9 | | 10 | | 16 | 22 | | 82 |
| (5-Häuter) | | | | | | | | 26 | | | | | |

34. Kumamoto A ♀ × Ogi ♂ 1921, 15.

| Nr. | 1. Hg. | 2. Hg. | Kl. | 3. Hg. | Kl. | 4. Hg. | Kl. | 5. Hg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-------------------|--------|--------|------|--------|------|--------|------|--------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 2 | 10 | 7 | VIII | 7 | VIII | 11 | VIII | — | — | 27 | 17 | ♀ | 79 |
| 6 | 10 | 7 | VIII | 8 | VIII | 10 | VIII | — | — | 26 | 17 | ♀ | 78 |
| 13 | 10 | 7 | VII | 6 | VII | 14 | VII | 9 | VII | 20 | 17 | ♀ | 83 |
| 14 | 10 | 8 | VII | 8 | VII | 22 | VII | — | — | 28 | 22 | ♀ | 98 |
| 18 | 10 | 7 | VIII | 7 | VIII | 12 | VII | 10 | VI | 19 | 18 | ♀ | 83 |
| 19 | 10 | 7 | VII | 7 | VII | 10 | VII | 11 | VI | 17 | 17 | ♀ | 79 |
| 20 | 10 | 7 | VII | 7 | VII | 12 | VII | 10 | VI | 19 | 18 | ♀ | 83 |
| M ♀ | 10 | 7,33 | | 7,66 | | 14,33 | | — | | 27 | 18,66 | | 85 |
| (4-Häuter) M ♀ | 10 | 7 | | 6,75 | | 12 | | 10 | | 18,75 | 17,5 | | 82 |
| (5-Häuter) | | | | | | | | | | | | | |

35. Ogi ♀ × Kumamoto A ♂ 1921, 42.

| Nr. | 1. Hg. | 2. Hg. | Kl. | 3. Hg. | Kl. | 4. Hg. | Kl. | 5. Hg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-------------------|--------|--------|------|--------|------|--------|------|--------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 10 | 8 | VIII | 10 | VIII | 14 | VI | — | — | 16 | 22 | ♂ | 80 |
| 4 | 10 | 7 | VIII | 8 | VIII | 10 | VII | 10 | VI | 19 | 23 | ♂ | 87 |
| 8 | 10 | 7 | IV | 7 | III | 12 | II | — | — | 16 | 13 | ♀ | 65 |
| 12 | 10 | 7 | VIII | 10 | VIII | 13 | VI | — | — | 19 | 21 | ♀ | 80 |
| 13 | 10 | 7 | VIII | 7 | VIII | 11 | VIII | 12 | VI | 19 | 19 | ♀ | 85 |
| 15 | 10 | 7 | VIII | 10 | VIII | 13 | VI | — | — | 18 | 20 | ♀ | 78 |
| 20 | 10 | 8 | VIII | 9 | VIII | 11 | VIII | 8 | V | 15 | 21 | ♂ | 82 |
| M ♀ | 10 | 7 | | 7 | | 12 | | — | | 16 | 13 | | 65 |
| (4-Häuter) M ♀ | 10 | 7 | | 7 | | 11 | | 12 | | 19 | 19 | | 85 |
| (5-Häuter) | | | | | | | | 31 | | | | | |
| M ♂ | 10 | 7,33 | | 10 | | 13,33 | | — | | 17,66 | 21 | | 79,33 |
| (4-Häuter) M ♂ | 10 | 7,5 | | 8,5 | | 10,5 | | 9 | | 17 | 22 | | 84,5 |
| (5-Häuter) | | | | | | | | 26 | | | | | |

36. Berlin ♀ × Gifu A ♂ 1921, 21.

| Nr. | 1. Hg. | 2. Hg. | Kl. | 3. Hg. | Kl. | 4. Hg. | Kl. | 5. Hg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|---------------------|--------|--------|-----|--------|-----|--------|-----|--------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 2 | 10 | 7 | VII | 8 | II | 16 | I | — | — | 15 | 15 | ♀ | 71 |
| 3 | 10 | 7 | V | 8 | III | 13 | I | — | — | 17 | 16 | ♀ | 71 |
| 5 | 10 | 7 | IV | 8 | III | 10 | II | 11 | I | 16 | 20 | ♀ | 82 |
| 6 | 10 | 7 | VI | 9 | III | 14 | I | — | — | 20 | 19 | ♀ | 79 |
| 7 | 10 | 7 | IV | 14 | III | 14 | I | — | — | 19 | 22 | ♂ | 86 |
| 10 | 10 | 7 | III | 8 | III | 18 | II | 9 | I | 18 | 24 | ♀ | 94 |
| 12 | 10 | 8 | IV | 10 | II | 14 | II | — | — | 19 | 18 | ♂ | 79 |
| 16 | 10 | 7 | IV | 9 | II | 18 | II | — | — | 19 | 21 | ♀ | 84 |
| 18 | 10 | 8 | IV | 10 | III | 15 | III | — | — | 21 | 21 | ♂ | 85 |
| 19 | 10 | 6 | V | 8 | III | 14 | III | — | — | 18 | 19 | ♂ | 75 |
| M ♀ J | 10 | 7 | | 8,5 | | 15,25 | | — | | 17,75 | 17,75 | | 76,25 |
| (4-Häuter) M ♀ J | 10 | 7 | | 8 | | 14 | | 10 | | 17 | 22 | | 88 |
| (5-Häuter) | | | | | | | | 27 | | | | | |
| M ♂ | 10 | 7,25 | | 10,5 | | 14,25 | | — | | 19,25 | 20 | | 81,25 |

37. Gifu A ♀ × Berlin ♂ 1921, 35.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|------------|---------|---------|-----|---------|-----|---------|-----|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 9 | 7 | III | 8 | III | 8 | II | 11 | I | 14 | 14 | ♀ | 71 |
| 2 | 9 | 8 | IV | 7 | II | 13 | I | — | — | 16 | 14 | ♀ | 67 |
| 3 | 9 | 9 | IV | 9 | III | 13 | I | — | — | 18 | 19 | ♂ | 77 |
| 4 | 9 | 8 | IV | 7 | III | 13 | I | — | — | 19 | 19 | ♂ | 75 |
| 5 | 9 | 7 | V | 8 | III | 9 | I | 10 | I | 15 | 13 | ♀ | 71 |
| 6 | 9 | 7 | V | 8 | III | 10 | III | 11 | I | 15 | 15 | ♀ | 75 |
| 7 | 9 | 8 | VI | 7 | III | 9 | I | 10 | I | 16 | 16 | ♀ | 75 |
| 8 | 9 | 8 | V | 7 | III | 12 | III | — | — | 18 | 17 | ♂ | 71 |
| 9 | 9 | 8 | V | 7 | III | 10 | III | 11 | III | 15 | 15 | ♀ | 75 |
| 11 | 9 | 8 | IV | 7 | III | 12 | III | 9 | I | 16 | 15 | ♀ | 76 |
| 12 | 9 | 8 | IV | 9 | III | 14 | I | — | — | 15 | 18 | ♂ | 73 |
| 13 | 9 | 7 | VI | 8 | III | 13 | I | — | — | 18 | 13 | ♀ | 68 |
| 14 | 9 | 7 | V | 8 | II | 13 | I | — | — | 18 | 13 | ♀ | 68 |
| 15 | 9 | 8 | III | 7 | III | 9 | I | 11 | I | 15 | 16 | ♀ | 75 |
| 16 | 9 | 7 | IV | 7 | III | 13 | I | — | — | 18 | 14 | ♀ | 68 |
| 17 | 9 | 8 | V | 7 | IV | 10 | III | 10 | I | 17 | + | | |
| 18 | 9 | 8 | IV | 9 | III | 13 | II | — | — | 16 | 20 | ♂ | 75 |
| 19 | 9 | 7 | VI | 7 | III | 13 | I | — | — | 21 | 14 | ♀ | 71 |
| 20 | 9 | 9 | IV | 7 | III | 10 | I | 10 | I | 25 | 15 | ♀ | 75 |
| M ♂ | 9 | 8,2 | | 8,2 | | 13 | | — | | 17,2 | 18,6 | | 74,2 |
| M ♀ | 9 | 7,2 | | 7,2 | | 13 | | — | | 18,2 | 13,6 | | 68,4 |
| (4-Häuter) | | | | | | | | | | | | | |
| M ♀ | 9 | 7,75 | | 7,37 | | 9,63 | | 10,37 | | 16,37 | 14,87 | | 74,12 |
| (5-Häuter) | | | | | | | | | | 26,75 | | | |

38. Gifu A ♀ × Tessin ♂ 1921, 38.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----|---------|---------|-----|---------|-----|---------|-----|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 2 | 12 | 8 | IV | 9 | IV | 11 | IV | 10 | I | 19 | 21 | ♀ | 90 |
| 3 | 12 | 6 | V | 12 | V | 12 | III | — | — | 15 | 20 | ♂ | 77 |
| 5 | 12 | 7 | V | 10 | V | 11 | III | 11 | I | 16 | 21 | ♀ | 88 |
| 10 | 12 | 6 | IV | 9 | IV | 14 | IV | — | — | 19 | 22 | ♂ | 82 |
| 11 | 12 | 6 | V | 7 | III | 11 | II | 11 | I | 18 | 21 | ♀ | 86 |
| 12 | 12 | 6 | VI | 8 | VI | 12 | IV | — | — | 17 | 20 | ♂ | 75 |
| 13 | 12 | 6 | IV | 9 | IV | 14 | IV | — | — | 18 | 24 | ♂ | 83 |
| 16 | 12 | 7 | VI | 9 | V | 10 | IV | 11 | I | 17 | 20 | ♀ | 86 |
| 19 | 12 | 7 | V | 10 | IV | 12 | III | — | — | 16 | 19 | ♂ | 76 |
| M ♂ | 12 | 6,2 | | 9,6 | | 12,8 | | — | | 17 | 21 | | 78,6 |
| M ♀ | 12 | 7 | | 8,75 | | 10,75 | | 10,75 | | 17,5 | 20,75 | | 87,5 |
| | | | | | | | | | | 28,25 | | | |

39. Hokkaido ♀ × Ogi ♂ 1921, 20.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----|---------|---------|------|---------|------|---------|------|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 11 | 6 | VIII | 7 | VIII | 13 | VIII | — | — | 17 | 16 | ♂ | 70 |
| 2 | 11 | 7 | VIII | 8 | VIII | 13 | VIII | — | — | 19 | + | | |
| 4 | 11 | 6 | VIII | 9 | VIII | 14 | VIII | — | — | 17 | 19 | ♂ | 76 |
| 6 | 11 | 6 | VIII | 10 | VIII | 14 | V | — | — | 17 | 19 | ♂ | 77 |
| 7 | 11 | 6 | VIII | 8 | VIII | 14 | VIII | — | — | 17 | 19 | ♂ | 75 |
| 8 | 11 | 9 | VIII | 10 | VIII | 12 | VI | — | — | 15 | 18 | ♂ | 75 |
| 9 | 11 | 7 | VIII | 8 | VIII | 14 | VII | — | — | 17 | + | | |
| 10 | 11 | 6 | VIII | 9 | VIII | 14 | VII | — | — | 17 | 19 | ♂ | 76 |
| 11 | 11 | 8 | VIII | 8 | VIII | 13 | VII | — | — | 17 | 19 | ♂ | 76 |
| 12 | 11 | 7 | VIII | 8 | VIII | 12 | VIII | — | — | 17 | + | | |
| 13 | 11 | 7 | VIII | 9 | VIII | 13 | VIII | — | — | 19 | + | | |
| 14 | 11 | 7 | VIII | 8 | VIII | 12 | VIII | — | — | 17 | 17 | ♂ | 72 |
| 15 | 11 | 6 | VIII | 9 | VIII | 13 | VIII | — | — | 16 | 17 | ♂ | 72 |
| 16 | 11 | 6 | VIII | 9 | VIII | 13 | VIII | — | — | 17 | 17 | ♂ | 73 |
| 17 | 11 | 7 | VIII | 9 | VIII | 14 | VIII | — | — | 16 | 17 | ♂ | 74 |
| 18 | 11 | 7 | VIII | 9 | VIII | 14 | VIII | — | — | 18 | 19 | ♂ | 78 |
| 19 | 11 | 8 | IX | 9 | VIII | 15 | V | — | — | 18 | 20 | ♂ | 81 |
| 20 | 11 | 7 | VIII | 10 | VIII | 13 | VIII | — | — | 15 | + | | |
| M ♂ | 11 | 6,84 | | 8,72 | | 13,33 | | — | | 17 | 18,16 | | 75 |

40. Ogi ♀ × Hokkaido ♂ 1921, 11.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|------------|---------|---------|------|---------|------|---------|------|---------|------|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 10 | 7 | IX | 7 | IX | 9 | VIII | 11 | VI | 15 | 12 | ♀ | 71 |
| 2 | 10 | 7 | VIII | 7 | VIII | 11 | VIII | 10 | V | 14 | 14 | ♀ | 73 |
| 5 | 10 | 7 | VIII | 8 | VIII | 13 | VI | — | — | 16 | 13 | ♀ | 67 |
| 6 | 10 | 7 | VIII | 9 | VIII | 12 | VIII | — | — | 16 | 16 | ♀ | 70 |
| 7 | 10 | 6 | VIII | 7 | VIII | 9 | VIII | 10 | V | 15 | 14 | ♀ | 71 |
| 8 | 10 | 7 | VIII | 7 | VIII | 13 | VI | — | — | 15 | 13 | ♀ | 65 |
| 9 | 10 | 7 | VIII | 5 | VIII | 12 | VII | 8 | VII | 13 | 19 | ♀ | 84 |
| 10 | 10 | 7 | VIII | 8 | VIII | 15 | III | — | — | 18 | + | | |
| 11 | 10 | 7 | VIII | 6 | VIII | 9 | VIII | 10 | IV | 16 | 14 | ♀ | 72 |
| 12 | 10 | 8 | VIII | 9 | VIII | 13 | IV | — | — | 15 | + | | |
| 13 | 10 | 7 | IX | 6 | IX | 10 | VIII | 10 | IV | 14 | 14 | ♀ | 71 |
| 14 | 10 | 7 | VIII | 7 | VIII | 12 | VIII | 13 | VIII | + | | | |
| 15 | 10 | 7 | VIII | 8 | VIII | 13 | VIII | — | — | 15 | 14 | ♀ | 67 |
| 16 | 10 | 9 | VIII | 11 | VIII | 19 | VIII | + | | | | | |
| 17 | 10 | 7 | VIII | 7 | VIII | 9 | VIII | 10 | VI | 14 | 14 | ♀ | 71 |
| 18 | 10 | 7 | VIII | 10 | VIII | 13 | V | — | — | 15 | 18 | ♀ | 73 |
| 19 | 10 | 7 | VIII | 9 | VIII | 13 | VII | — | — | 16 | 13 | ♀ | 68 |
| 20 | 10 | 7 | VIII | 9 | VIII | 16 | VII | — | — | 14 | 16 | ♀ | 72 |
| M ♂ | 10 | 7 | | 9,33 | | 13,66 | | — | | 15 | 16,66 | | 71,66 |
| M ♀ | 10 | 7 | | 8 | | 13 | | — | | 15,5 | 13,25 | | 66,75 |
| (4-Häuter) | | | | | | | | | | | | | |
| M ♀ | 10 | 6,86 | | 6,43 | | 9,86 | | 9,86 | | 15,43 | 14,43 | | 73,28 |
| (5-Häuter) | | | | | | | | | | | | | |

24,29

C. F_2 und Rückkreuzungen.

a) Aus der zweiten Serie.

41. Rückkreuzung Fiume ♀ × (Gifu ♀ × Fiume ♂) ♂ XB 16, 1917.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|----------|---------|---------|------|---------|------|---------|------|---------|-------|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 10 | 10 | VIII | 8 | VIII | 9 | V | 8 | I | 19 | 19 | ♂ | 83 |
| 2 | 10 | 7 | VIII | 7 | VI | 9 | V | 10 | II | 16 | 16 | ♀ | 75 |
| 3 | 11 | 6 | IX | 9 | VII | 16 | III | — | — | 17 | 18 | ♂ | 77 |
| 4 | 10 | 6 | I | 8 | I | 11 | I | 9 | I | 19 | 15 | ♀ | 78 |
| 5 | 10 | 6 | I | 7 | I | 9 | I | 8 | I | + | | | |
| 7 | 10 | 6 | IX | 7 | IX | 8 | IV | 8 | I | 14 | 15 | ♀ | 68 |
| 8 | 9 | 7 | I | 7 | II | 10 | II | 16 | I | 20 | 15 | ♀ | 84 |
| 9 | 10 | 6 | IX | 7 | VI | 9 | III | 9 | I | 17 | 15 | ♀ | 73 |
| 10 | 10 | 6 | IX | 9 | VIII | 11 | V | — | — | 17 | 18 | ♀ | 71 |
| 11 | 10 | 7 | I | 8 | I | 16 | I | 6 | I | 15 | 17 | ♀ | 79 |
| 12 | 10 | 8 | I | 8 | I | 7 | I | 9 | I | 11 | 17 | ♀ | 70 |
| 13 | 10 | 7 | II | 6 | II | 9 | II | 9 | I | 16 | 16 | ♀ | 73 |
| 14 | 9 | 6 | VIII | 8 | VIII | 10 | V | 9 | I | 15 | 14 | ♀ | 71 |
| 15 | 10 | 6 | II | 8 | III | 8 | III | 11 | I | + | | | |
| 16 | 10 | 6 | I | 9 | III | 11 | I | — | — | 15 | 16 | ♂ | 67 |
| 17 | 11 | 7 | I | 9 | II | 9 | II | — | — | 18 | 17 | ♂ | 71 |
| 18 | 10 | 6 | IX | 9 | V | 11 | I | — | — | 15 | 17 | ♂ | 68 |
| 19 | 10 | 6 | IX | 8 | VI | 8 | VIII | 8 | I | + | | | |
| 20 | 10 | 7 | VIII | 7 | III | 9 | III | 10 | I | + | | | |
| M ♀ | 9,71 | 6,43 | | 7,14 | | 9,43 | | 10 | | 16,71 | 15,13 | | 74,55 |
| M ♂ | 10,4 | 6 | | 9 | | 11,6 | | — | 26,71 | 16,4 | 17,2 | | 70,8 |
| 4-Häuter | | | | | | | | | | | | | |
| M ♂ | 10 | 8,33 | | 8 | | 10,66 | | 7,66 | | 15 | 17,66 | | 77,33 |
| 5-Häuter | | | | | | | | | 22,66 | | | | |

42. Rückkreuzung (Gifu ♀ × Fiume ♂) ♀ × Fiume ♂ XB 32, 1917.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----|---------|---------|------|---------|------|---------|-----|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 9 | 6 | IX | 7 | IX | 8 | V | 8 | III | 18 | 14 | ♀ | 70 |
| 2 | 9 | 6 | IX | 7 | VIII | 10 | III | 8 | I | 14 | 15 | ♀ | 69 |
| 3 | 9 | 6 | I | 7 | I | 9 | I | 8 | I | 17 | 15 | ♀ | 71 |
| 4 | 9 | 6 | I | 6 | I | 8 | I | 8 | I | 15 | 14 | ♀ | 66 |
| 5 | 9 | 6 | I | 8 | I | 8 | I | 10 | I | 22 | 16 | ♀ | 79 |
| 6 | 9 | 6 | IX | 8 | VII | 8 | VII | 10 | III | 19 | 16 | ♀ | 76 |
| 8 | 9 | 7 | I | 7 | I | 9 | I | 8 | I | 19 | 15 | ♀ | 74 |
| 9 | 9 | 6 | I | 6 | I | 7 | I | 8 | I | 17 | 15 | ♀ | 68 |
| 10 | 9 | 7 | I | 6 | I | 9 | I | 9 | I | 14 | 15 | ♀ | 69 |
| 11 | 9 | 6 | I | 8 | I | 8 | I | 8 | I | 16 | 14 | ♀ | 69 |
| 12 | 9 | 6 | I | 7 | I | 10 | I | 9 | I | 21 | + | | |
| 13 | 9 | 6 | IX | 7 | VIII | 8 | V | 8 | II | 16 | 14 | ♀ | 68 |
| 14 | 9 | 6 | IX | 8 | VIII | 9 | V | 8 | I | 16 | 14 | ♀ | 70 |
| 15 | 10 | 6 | VIII | 6 | VII | 9 | IV | 9 | I | 19 | 15 | ♀ | 74 |
| 17 | 9 | 5 | VII | 7 | VI | 7 | II | 9 | I | 14 | 14 | ♀ | 65 |
| 18 | 10 | 6 | IX | 7 | VI | 9 | III | 8 | I | 17 | 14 | ♀ | 71 |
| 19 | 10 | 6 | IX | 7 | VIII | 9 | VII | 9 | III | 19 | 15 | ♀ | 75 |
| 20 | 9 | 6 | IX | 7 | VIII | 8 | IV | 9 | I | 15 | 15 | ♀ | 69 |
| M ♀ | 9,02 | 6,01 | | 7 | | 8,5 | | 8,55 | | 17,11 | 14,7 | | 70,76 |

43. Rückkreuzung Fiume ♀ × (Fiume ♀ × Gifu ♂) ♂ XB 23, 1917.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----------|---------|---------|------|---------|-----|---------|-------|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 9 | 7 | I | 8 | I | 13 | I | — | — | 20 | 18 | ♂ | 75 |
| 2 | 10 | 8 | V | 10 | IV | 11 | IV | — | — | 14 | 17 | ♂ | 70 |
| 3 | 10 | 8 | V | 7 | VI | 9 | V | 12 | III | 19 | 15 | ♀ | 80 |
| 4 | 10 | 8 | I | 10 | I | 12 | I | — | — | 15 | 18 | ♂ | 73 |
| 5 | 10 | 8 | I | 9 | I | 9 | I | — | — | 15 | 18 | ♂ | 69 |
| 6 | 10 | 8 | V | 10 | IV | 10 | I | — | — | 15 | 18 | ♂ | 71 |
| 7 | 10 | 7 | IV | 8 | III | 10 | I | — | — | 14 | 18 | ♂ | 67 |
| 8 | 9 | 7 | VII | 7 | V | 8 | IV | 8 | IV | 15 | 14 | ♀ | 68 |
| 9 | 11 | 8 | I | 9 | I | 10 | I | — | — | 15 | 19 | ♂ | 72 |
| 10 | 11 | 8 | I | 10 | II | 11 | VI(?) | — | — | 13 | 18 | ♂ | 71 |
| 11 | 10 | 7 | VI | 8 | VI | 11 | VI | — | — | 15 | 18 | ♂ | 69 |
| 13 | 10 | 8 | VII | 9 | V | 9 | V | — | — | 14 | 18 | ♂ | 68 |
| 14 | 10 | 8 | V | 10 | V | 7 | IV | 8 | III | 17 | 18 | ♂ | 78 |
| 15 | 9 | 7 | II | 7 | II | 10 | I | 7 | I | 19 | 15 | ♀ | 74 |
| 16 | 9 | 6 | VIII | 7 | VII | 8 | VI | 9 | V | 18 | 14 | ♀ | 71 |
| 17 | 10 | 7 | VI | 8 | VI | 10 | III | — | — | 16 | 17 | ♂ | 68 |
| 18 | 10 | 7 | VI | 8 | V | 11 | IV | — | — | 18 | 17 | ♂ | 71 |
| 19 | 10 | 7 | VIII | 8 | VI | 10 | III | — | — | 17 | 18 | ♂ | 70 |
| 20 | 10 | 7 | VII | 7 | VI | 9 | III | 8 | I | 17 | 14 | ♀ | 72 |
| M ♀ | 9,4 | 7 | | 7 | | 8,8 | | 8,8 | | 17,6 | 14,4 | | 73 |
| M ♂ | 7,54 | 7,54 | | 8,85 | | 10,54 | | 26,4 | | 15,46 | 17,85 | | 70,07 |
| 4-Häuter) | | | | | | | | | | | | | |
| M ♂ | 10 | 8 | | 10 | | 7 | | 8 | | 17 | 18 | | 78 |
| 5-Häuter) | | | | | | | | 25 | | | | | |

44. F₂ (Gifu ♀ × Fiume ♂)² XB 41, 1917.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----|---------|---------|------|---------|------|---------|------|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 10 | 7 | I | 8 | I | 9 | I | + | | | | | |
| 2 | 12 | 7 | X | 6 | VI | 8 | VIII | 10 | II | 12 | 17 | ♂ | 72 |
| 3 | 12 | 6 | IX | 7 | IX | 11 | III | 8 | I | 24 | 15 | ♀ | 83 |
| 4 | 11 | 6 | IX | 7 | VIII | 9 | III | 10 | I | 23 | 15 | ♀ | 81 |
| 5 | 11 | 6 | IX | 8 | VIII | 10 | III | 9 | I | 20 | + | | |
| 6 | 13 | 6 | IX | 7 | VII | 8 | III | 8 | I | 12 | 17 | ♂ | 71 |
| 7 | 11 | 6 | VII | 7 | V | 7 | III | 9 | I | 15 | 15 | ♀ | 70 |
| 8 | 11 | 6 | IX | 7 | VIII | 9 | IV | 10 | I | + | | | |
| 9 | 11 | 6 | I | 8 | I | 9 | I | 10 | I | 28 | 13 | ♀ | 85 |
| 10 | 12 | 6 | VIII | 8 | VI | 13 | III | 15 | I | + | | | |
| 11 | 11 | 6 | IX | 8 | VIII | 9 | IV | 9 | III | 12 | 16 | ♀ | 71 |
| 12 | 11 | 6 | VI | 7 | IV | 8 | III | 8 | I | 15 | 14 | ♀ | 79 |
| 13 | 12 | 5 | VII | 7 | VI | 8 | VII | 8 | I | 13 | 15 | ♀ | 68 |

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-------------------|---------|---------|------|---------|-----|---------|-----|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 14 | 11 | 6 | VI | 8 | VI | 10 | II | 9 | I | 15 | 14 | ♀ | 73 |
| 15 | 11 | 6 | IX | 8 | VI | 11 | III | 9 | I | 21 | 16 | ♀ | 82 |
| 16 | 11 | 6 | I | 7 | II | 8 | I | 11 | I | 20 | + | | |
| 17 | 11 | 7 | VIII | 7 | VII | 8 | VII | 9 | I | 17 | 15 | ♀ | 74 |
| 18 | 11 | 6 | VII | 7 | V | 9 | IV | 10 | III | 15 | 14 | ♀ | 72 |
| 19 | 13 | 8 | V | 11 | V | 8 | III | + | | | | | |
| 20 | 11 | 6 | VIII | 8 | IV | 10 | IV | — | | 19 | 16 | ♂ | 70 |
| M ♀ | 11,18 | 6 | | 7,36 | | 9 | | 9,18 | | 18 | 14,73 | | 76,18 |
| | | | | | | | | 27,18 | | | | | |
| M ♂ (4-Häuter) | 11 | 6 | | 8 | | 10 | | — | | 19 | 16 | | 70 |
| M ♂ (5-Häuter) | 12,5 | 6,5 | | 6,5 | | 8 | | 9 | | 12 | 17 | | 71,5 |
| | | | | | | | | 21 | | | | | |

45. Rückkreuzung (Fiume ♀ × Kumamoto ♂) ♀ × Kumamoto ♂ XB 17, 1917.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----|---------|---------|------|---------|------|---------|------|---------|------|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 11 | 6 | IX | 9 | IX | 11 | VII | — | — | 20 | 17 | ♂ | 80 |
| 2 | 11 | 7 | IX | 8 | IX | 9 | VI | + | | | | | |
| 3 | 11 | 7 | IX | 8 | VIII | 17 | V | — | — | 24 | + | ♂ | |
| 4 | 10 | 7 | IX | 7 | IX | 8 | VII | 9 | VI | + | | | |
| 5 | 10 | 7 | IX | 8 | VIII | 17 | III | + | | | | | |
| 6 | 11 | 7 | IX | 8 | IX | 17 | V | + | | | | | |
| 7 | 11 | 7 | VIII | 8 | VIII | 10 | IV | + | | | | | |
| 8 | 10 | 7 | X | 7 | X | 16 | VII | 10 | ? | | | | |
| 9 | 10 | 7 | X | 7 | X | 8 | VII | 9 | VII | 18 | 15 | ♀ | 74 |
| 10 | 12 | 8 | IX | 7 | IX | 8 | VIII | 7 | VI | + | | | |
| 11 | 11 | 7 | IX | 8 | IX | 10 | IX | — | — | 20 | 19 | ♂ | 75 |
| 12 | 10 | 6 | X | 8 | X | 11 | VII | — | — | 16 | 18 | ♂ | 69 |
| 13 | 10 | 6 | VIII | 7 | VIII | 9 | VIII | 12 | VII | 27 | 14 | ♀ | 85 |
| 14 | 11 | 7 | X | 8 | IX | 10 | VII | — | — | 16 | 19 | ♂ | 71 |
| 15 | 11 | 7 | IX | 8 | IX | 10 | VI | — | — | + | | | |
| 16 | 11 | 7 | IX | 7 | IX | 9 | VIII | 17 | VIII | + | | | |
| 17 | 11 | 7 | IX | 8 | IX | 11 | VIII | + | — | | | | |
| 18 | 10 | 6 | IX | 7 | VIII | 10 | IV | 8 | II | 23 | 15 | ♀ | 79 |
| 19 | 10 | 7 | IX | 8 | X | 17 | IX | — | — | 37 | 14 | ♂ | 93 |
| 20 | 10 | 7 | X | 7 | X | 8 | IX | 9 | V | + | | | |
| M ♂ | 10,66 | 6,66 | | 8,16 | | 12,66 | | — | | 23,16 | 17,4 | | 77,6 |
| M ♀ | 10 | 6,33 | | 7 | | 9 | | 9,66 | | 22,66 | 14,66 | | 79,33 |
| | | | | | | | | 32,33 | | | | | |

46. Rückkreuzung Fiume ♀ × (Fiume ♀ × Kumamoto ♂) ♂ XB 18, 1917.

| Nr. | 1. Hg. | 2. Hg. | Kl. | 3. Hg. | Kl. | 4. Hg. | Kl. | 5. Hg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|------------|--------|--------|------|--------|------|--------|------|--------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 9 | 6 | I | 8 | I | 10 | I | 9 | I | 17 | 15 | ♀ | 74 |
| 2 | 9 | 6 | I | 8 | II | 10 | I | 9 | I | + | | | |
| 3 | 9 | 7 | I | 9 | II | 11 | I | + | | | | | |
| 4 | 10 | 7 | I | 7 | II | 8 | I | 9 | I | + | | | |
| 5 | 9 | 7 | II | 7 | III | 12 | III | + | | | | | |
| 6 | 8 | 7 | I | 6 | II | 11 | I | 7 | I | 16 | 14 | ♀ | 69 |
| 7 | 9 | 6 | I | 7 | I | 11 | I | + | | | | | |
| 8 | 9 | 7 | I | 8 | II | 11 | III | — | — | 15 | 17 | ♂ | 67 |
| 9 | 8 | 7 | II | 7 | II | 14 | III | — | — | 23 | 21 | ♂ | 80 |
| 10 | 10 | 9 | VIII | 7 | VII | 14 | VII | 12 | V | + | | | |
| 11 | 8 | 6 | VIII | 7 | VIII | 9 | V | 10 | I | 16 | 15 | ♀ | 71 |
| 12 | 10 | 9 | I | 8 | II | 9 | II | + | | | | | |
| 13 | 10 | 9 | VII | 8 | VII | 9 | V | 7 | V | 17 | 18 | ♂ | 78 |
| 14 | 9 | 7 | IX | 8 | VIII | 10 | VIII | + | | | | | |
| 15 | 9 | 7 | VIII | 6 | VII | 11 | VI | 8 | I | 14 | 15 | ♀ | 70 |
| 16 | 9 | 9 | I | 9 | II | 13 | III | — | — | 20 | 18 | ♂ | 78 |
| 17 | 8 | 7 | VIII | 8 | VII | 11 | V | — | — | 15 | 17 | ♂ | 66 |
| 18 | 9 | 9 | I | 8 | I | 11 | I | — | — | 19 | 19 | ♂ | 75 |
| 19 | 9 | 6 | IX | 8 | VIII | 13 | VI | — | — | 19 | 17 | ♂ | 72 |
| 20 | 9 | 7 | I | 9 | I | 10 | I | — | — | 14 | 17 | ♂ | 66 |
| M ♀ | 8,5 | 6,5 | | 6,75 | | 10,25 | | 8,5 | | 15,75 | 14,75 | | 71 |
| | | | | | | | | 24,25 | | | | | |
| M ♂ | 8,73 | 7,43 | | 8,14 | | 11,86 | | — | | 17,86 | 18 | | 72 |
| (4-Häuter) | | | | | | | | | | | | | |
| M ♂ | 10 | 9 | | 8 | | 9 | | 7 | | 17 | 18 | | 78 |
| (5-Häuter) | | | | | | | | 24 | | | | | |

47. Rückkreuzung Kumamoto ♀ × (Kumamoto ♀ × Fiume ♂) ♂ XB 25, 1917.

| Nr. | 1. Hg. | 2. Hg. | Kl. | 3. Hg. | Kl. | 4. Hg. | Kl. | 5. Hg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----|--------|--------|------|--------|------|--------|------|--------|------|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 9 | 6 | IX | 7 | X | 7 | VIII | 11 | VII | + | | | |
| 2 | 10 | 6 | X | 8 | X | 14 | VII | — | | 13 | 17 | ♂ | 68 |
| 3 | 9 | 6 | IX | 8 | IX | 9 | VIII | 9 | VIII | 15 | 14 | ♀ | 70 |
| 4 | 9 | 6 | IX | 7 | VIII | 7 | VI | 11 | IV | 18 | 14 | ♀ | 72 |
| 5 | 9 | 6 | X | 7 | X | 9 | VII | — | — | 14 | 17 | ♂ | 62 |
| 6 | 10 | 6 | VIII | 9 | VII | 11 | IV | — | — | 17 | 17 | ♂ | 70 |
| 7 | 10 | 6 | X | 7 | VIII | 11 | V | — | — | 14 | 18 | ♂ | 66 |
| 8 | 9 | 6 | IX | 7 | IX | 7 | VII | 10 | VII | 15 | 14 | ♀ | 68 |
| 9 | 9 | 6 | X | 6 | X | 9 | VII | 9 | VII | 15 | 13 | ♀ | 67 |
| 10 | 10 | 6 | IX | 8 | VIII | 10 | IV | + | | | | | |

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----|---------|---------|-----|---------|------|---------|------|---------|------|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 10 | 5 | IX | 8 | IX | 6 | III | 11 | I | 15 | 14 | ♀ | 69 |
| 2 | 10 | 6 | X | 7 | X | 8 | VI | 11 | II | 25 | 13 | ♀ | 80 |
| 3 | 10 | 6 | X | 7 | X | 7 | VII | 10 | II | + | | | |
| 4 | 10 | 7 | X | 7 | X | 11 | VII | — | — | 12 | 16 | ♂ | 63 |
| 5 | 10 | 5 | X | 8 | X | 8 | VI | 10 | V | 22 | + | | |
| 6 | 10 | 5 | X | 7 | IX | 9 | VIII | 8 | VIII | 15 | 15 | ♀ | 69 |
| 7 | 10 | 5 | X | 7 | IX | 8 | VI | 8 | II | + | | | |
| 8 | 11 | 6 | IX | 7 | VIII | 10 | III | + | | | | | |
| 9 | 10 | 5 | X | 8 | X | 7 | VII | 12 | II | 18 | 14 | ♀ | 74 |
| 10 | 11 | 6 | X | 7 | X | 8 | VII | 23 | VI | + | | | |
| 11 | 11 | 6 | X | 6 | X | 7 | VIII | 10 | VII | 16 | 13 | ♀ | 69 |
| 12 | 10 | 5 | X | 7 | IX | 8 | VII | 10 | II | 13 | + | | |
| 13 | 10 | 5 | X | 8 | X | 8 | VII | — | — | 21 | 17 | ♂ | 69 |
| 14 | 10 | 5 | X | 7 | X | 9 | VIII | 9 | VI | 22 | 15 | ♀ | 77 |
| 15 | 10 | 5 | X | 8 | X | 7 | V | 15 | II | + | | | |
| 16 | 10 | 5 | X | 8 | IX | 7 | V | 9 | II | 20 | 14 | ♀ | 73 |
| 17 | 11 | 6 | X | 7 | IX | 14 | VII | — | — | 25 | 17 | ♂ | 80 |
| 18 | 10 | 6 | X | 7 | X | 7 | IX | 9 | VII | + | | | |
| 19 | 10 | 6 | X | 7 | IX | 7 | IX | 8 | V | 17 | 14 | ♀ | 69 |
| 20 | 10 | 7 | X | 8 | IX | 10 | VII | — | — | 18 | 17 | ♂ | 70 |
| M♂ | 10,25 | 6,25 | | 7,5 | | 10,75 | | — | | 19 | 16,75 | | 70,5 |
| M♀ | 10,13 | 5,37 | | 7,25 | | 7,5 | | 9,75 | | 18,5 | 14 | | 72,5 |
| | | | | | | | | | | 28,25 | | | |

49. Rückkreuzung (Kumamoto ♀ × Fiume ♂) ♀ × Fiume ♂ XB 29, 1917.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|------------|---------|---------|-----|---------|-----|---------|-----|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 10 | 7 | VI | 8 | VI | 9 | V | 9 | V | 21 | 14 | ♀ | 78 |
| 2 | 10 | 6 | VI | 6 | VI | 8 | VI | 8 | V | 14 | 14 | ♀ | 66 |
| 3 | 10 | 6 | I | 7 | II | 8 | I | 13 | I | + | | | |
| 4 | 10 | 6 | I | 7 | II | 9 | I | 8 | I | + | | | |
| 5 | 10 | 7 | I | 8 | I | 11 | I | — | — | 17 | 17 | ♂ | 70 |
| 6 | 9 | 7 | I | 7 | I | 8 | I | 7 | I | 15 | 17 | ♂ | 70 |
| 7 | 10 | 6 | VII | 7 | VII | 8 | VII | 8 | V | 16 | 14 | ♀ | 69 |
| 8 | 9 | 6 | I | 7 | II | 9 | I | 8 | I | 14 | 14 | ♀ | 67 |
| 10 | 10 | 7 | I | 7 | II | 10 | I | 8 | I | 16 | 13 | ♀ | 71 |
| 11 | 10 | 6 | I | 8 | II | 9 | I | 8 | I | 23 | 16 | ♀ | 80 |
| 12 | 10 | 7 | I | 8 | I | 10 | I | — | — | 16 | 17 | ♂ | 68 |
| 13 | 11 | 8 | I | 8 | I | 11 | I | — | — | 21 | 19 | ♂ | 78 |
| 15 | 10 | 6 | I | 8 | III | 10 | III | 10 | II | + | | | |
| 16 | 9 | 7 | I | 8 | III | 7 | I | 9 | I | 12 | 15 | ♀ | 67 |
| 17 | 10 | 6 | I | 9 | II | 10 | I | — | — | 21 | 19 | ♂ | 75 |
| 18 | 10 | 7 | I | 9 | I | 11 | I | — | — | + | | | |
| 19 | 9 | 6 | I | 7 | I | 7 | I | 9 | I | 19 | 13 | ♀ | 70 |
| 20 | 10 | 6 | I | 6 | I | 8 | I | 13 | I | 15 | 14 | ♀ | 72 |
| M ♀ | 9,66 | 6,33 | | 7,11 | | 8,33 | | 8,89 | | 16,66 | 14,11 | | 70,11 |
| | | | | | | | | 25,55 | | | | | |
| M ♂ | 10,25 | 7 | | 8,25 | | 10,5 | | — | | 18,75 | 18 | | 72,75 |
| (4-Häuter) | | | | | | | | | | | | | |
| M ♂ | 9 | 7 | | 7 | | 8 | | 7 | | 15 | 17 | | 70 |
| (5-Häuter) | | | | | | | | 22 | | | | | |

50. Rückkreuzung (Fiume ♀ × Kumamoto ♂) ♀ × Fiume ♂ XB 33, 1917.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----|---------|---------|------|---------|------|---------|------|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 9 | 6 | X | 8 | IX | 8 | V | 9 | II | 12 | 14 | ♀ | 66 |
| 2 | 10 | 6 | II | 8 | III | 9 | II | 11 | II | 21 | 15 | ♀ | 80 |
| 3 | 10 | 7 | II | 9 | I | 12 | I | — | — | 22 | 19 | ♂ | 79 |
| 4 | 10 | 5 | I | 8 | II | 10 | I | — | — | 14 | 14 | ♀ | 61 |
| 5 | 9 | 6 | VIII | 7 | VIII | 9 | VII | 8 | VI | 15 | 15 | ♀ | 69 |
| 6 | 9 | 6 | II | 9 | III | 12 | II | — | — | 17 | 18 | ♂ | 71 |
| 7 | 9 | 6 | IX | 7 | VIII | 11 | VI | — | — | 13 | 17 | ♂ | 63 |
| 8 | 9 | 6 | VII | 8 | VII | 9 | VI | 8 | V | 17 | 13 | ♀ | 70 |
| 9 | 10 | 7 | II | 10 | II | 11 | I | — | — | 23 | 18 | ♂ | 79 |
| 10 | 9 | 6 | I | 7 | II | 9 | II | 9 | II | 19 | 13 | ♀ | 72 |
| 11 | 9 | 6 | I | 8 | II | 11 | I | — | — | 15 | 17 | ♂ | 66 |
| 12 | 9 | 6 | II | 7 | III | 9 | II | 9 | I | 14 | 14 | ♀ | 68 |
| 13 | 9 | 6 | II | 7 | III | 10 | II | 8 | I | + | | | |
| 14 | 9 | 6 | IX | 7 | IX | 8 | VIII | 10 | V | 20 | 14 | ♀ | 74 |

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|----------|---------|---------|------|---------|------|---------|-----|---------|-----|-------|-------|---------|-------|
| 15 | 10 | 7 | IV | 7 | VI | 8 | V | 10 | V | 19 | 15 | ♀ | 76 |
| 16 | 9 | 6 | IX | 7 | IX | 8 | VII | 8 | VII | 13 | 14 | ♀ | 65 |
| 17 | 10 | 6 | I | 8 | I | 11 | I | — | — | 16 | 17 | ♂ | 68 |
| 18 | 9 | 6 | II | 7 | III | 9 | III | 10 | II | 17 | 14 | ♀ | 72 |
| 19 | 9 | 6 | VIII | 7 | VIII | 9 | VII | 9 | VII | 14 | 15 | ♀ | 69 |
| 20 | 9 | 6 | II | 7 | III | 7 | II | 10 | I | 17 | 14 | ♀ | 70 |
| M ♀ | 10 | 5 | | 8 | | 10 | | — | | 14 | 14 | | 61 |
| 4-Häuter | | | | | | | | | | | | | |
| M ♀ | 9,17 | 6,08 | | 7,25 | | 8,5 | | 9,17 | | 16,5 | 14,17 | | 70,91 |
| 5-Häuter | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | 25,67 | | | | | |
| M ♂ | 9,5 | 6,33 | | 8,5 | | 11,33 | | — | | 17,66 | 17,66 | | 71 |

51. F₂ (Kumamoto ♀ × Fiume ♂)² XB 39, 1917.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|----------|---------|---------|------|---------|------|---------|------|---------|------|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 10 | 7 | VIII | 8 | VII | 8 | VI | + | | | | | |
| 2 | 10 | 6 | X | 6 | X | 8 | IX | 9 | VII | 14 | 14 | ♀ | 67 |
| 3 | 9 | 6 | IX | 8 | VIII | 8 | VII | 9 | VI | 18 | 15 | ♀ | 73 |
| 4 | 9 | 6 | IX | 8 | VII | 8 | V | 17 | V | 24 | 12 | ♀ | 84 |
| 5 | 10 | 6 | IX | 8 | VII | 11 | V | — | — | 18 | 17 | ♂ | 70 |
| 6 | 9 | 5 | I | 8 | I | 8 | I | 12 | I | 21 | 14 | ♀ | 77 |
| 7 | 10 | 8 | IX | 6 | IX | 9 | VII | 13 | IV | 18 | 15 | ♀ | 79 |
| 8 | 10 | 8 | IX | 7 | VII | 9 | VII | 22 | ? | + | | | |
| 9 | 10 | 6 | IX | 8 | IX | 9 | VIII | 7 | VIII | 15 | 14 | ♀ | 69 |
| 10 | 10 | 6 | X | 7 | VIII | 9 | V | — | — | 20 | 17 | ♂ | 69 |
| 11 | 10 | 6 | I | 8 | I | 9 | I | 9 | I | + | | | |
| 12 | 9 | 6 | I | 7 | I | 8 | I | 10 | I | 14 | 15 | ♀ | 69 |
| 13 | 10 | 7 | X | 7 | X | 7 | X | 8 | IX | 18 | 18 | ♂ | 75 |
| 14 | 10 | 7 | VIII | 8 | VII | 10 | VI | 7 | VI | + | | | |
| 15 | 9 | 5 | VII | 7 | VII | 6 | VII | 9 | V | 18 | 14 | ♀ | 68 |
| 16 | 9 | 7 | X | 8 | VIII | 11 | VI | — | — | 18 | 17 | ♂ | 70 |
| 17 | 10 | 6 | I | 7 | I | 8 | I | + | | | | | |
| 18 | 9 | 5 | I | 8 | I | 7 | I | 8 | I | 15 | 15 | ♀ | 67 |
| 19 | 9 | 6 | I | 8 | I | 10 | I | 10 | I | + | | | |
| 20 | 10 | 6 | I | 7 | II | 9 | I | 10 | I | 30 | 14 | ♀ | 86 |
| M ♀ | 9,4 | 5,9 | | 7,3 | | 8 | | 10,4 | | 18,7 | 14,2 | | 73,9 |
| | | | | | | | | 29,1 | | | | | |
| M ♂ | 9,66 | 6,33 | | 7,66 | | 10,33 | | — | | 18,66 | 17 | | 69,66 |
| 4-Häuter | | | | | | | | | | | | | |
| M ♂ | 10 | 7 | | 7 | | 7 | | 8 | | 18 | 18 | | 75 |
| 5-Häuter | | | | | | | | 26 | | | | | |

52. F₂ (Fiume ♀ × Kumamoto ♂)² XB 43, 1917.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | Kl. | 3. Htg. | Kl. | 4. Htg. | Kl. | 5. Htg. | Kl. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|----------|---------|---------|------|---------|------|---------|------|---------|------|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 10 | 8 | I | 9 | I | 10 | I | — | — | 15 | 18 | ♂ | 70 |
| 2 | 9 | 7 | I | 10 | I | 10 | I | — | — | 26 | 18 | ♂ | 80 |
| 3 | 9 | 6 | X | 7 | IX | 7 | IX | 8 | VIII | 16 | 15 | ♀ | 68 |
| 4 | 9 | 6 | II | 7 | II | 8 | I | 18 | I | 22 | 14 | ♀ | 84 |
| 5 | 9 | 7 | VI | 8 | VI | 9 | III | 8 | II | + | | | 83 |
| 6 | 9 | 7 | I | 9 | I | 15 | I | — | — | 27 | 16 | ♂ | 83 |
| 7 | 10 | 8 | IX | 10 | VIII | 9 | VII | — | — | 25 | 18 | ♂ | 80 |
| 8 | 9 | 6 | IX | 8 | IX | 7 | IX | 9 | VII | 18 | 14 | ♀ | 71 |
| 10 | 9 | 7 | IX | 8 | VIII | 12 | VI | 15 | VII | + | | | |
| 11 | 8 | 6 | IX | 7 | IX | 9 | VIII | 8 | VI | 15 | 14 | ♀ | 67 |
| 12 | 9 | 7 | VIII | 8 | VIII | 16 | VII | 11 | VII | 18 | 15 | ♂ | 84 |
| 13 | 10 | 9 | VIII | 7 | IX | 8 | VIII | 7 | VIII | 16 | 18 | ♂ | 75 |
| 14 | 8 | 6 | X | 7 | IX | 8 | IX | 9 | VII | 31 | 14 | ♀ | 83 |
| 15 | 8 | 7 | VII | 7 | VII | 9 | III | 10 | IV | 20 | 15 | ♀ | 76 |
| 16 | 8 | 6 | I | 7 | I | 8 | I | 9 | I | 16 | 14 | ♀ | 68 |
| 17 | 9 | 7 | II | 7 | III | 9 | II | 8 | II | + | | | |
| 18 | 9 | 7 | IX | 8 | VI | 11 | V | — | — | 22 | 18 | ♂ | 75 |
| 19 | 9 | 6 | I | 8 | I | 16 | I | — | — | 20 | 18 | ♂ | 77 |
| 20 | 10 | 7 | I | 9 | I | 12 | I | — | — | 19 | 18 | ♂ | 75 |
| M ♀ | 8,43 | 6,14 | | 7,14 | | 8 | | 10,14 | | 19,71 | 14,28 | | 73,86 |
| | | | | | | | | 29,85 | | | | | |
| M ♂ | 9,43 | 7,14 | | 9 | | 11,86 | | — | | 22 | 17,71 | | 77,14 |
| 4-Häuter | | | | | | | | | | | | | |
| M ♂ | 9,5 | 8 | | 7,5 | | 12 | | 9 | | 17 | 16,5 | | 79,5 |
| 5-Häuter | | | | | | | | 26 | | | | | |

 53. F₂ (Aomori × Hokkaido)² 1923, 74.

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | 3. Htg. | 4. Htg. | 5. Htg. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----|---------|---------|---------|---------|---------|-------|-------|---------|-------|
| 1 | 9 | 7 | 8 | 9 | 13 | 25 | 13 | ♀ | 84 |
| 2 | 9 | 10 | 8 | 11 | 15 | 24 | 10 | ♀ | 87 |
| 3 | 9 | 6 | 9 | 8 | 11 | 28 | 13 | ♀ | 84 |
| 4 | 9 | 6 | 9 | 8 | 13 | 23 | 15 | ♀ | 83 |
| 6 | 9 | 6 | 8 | 7 | 11 | 26 | 15 | ♀ | 82 |
| 7 | 9 | 7 | 9 | 7 | 10 | 23 | 16 | ♀ | 81 |
| 8 | 9 | 7 | 8 | 8 | 11 | 23 | 15 | ♀ | 81 |
| 9 | 9 | 6 | 9 | 11 | — | 27 | 18 | ♀ | 80 |
| 12 | 9 | 7 | 8 | 7 | 11 | 22 | 18 | ♀ | 82 |
| 13 | 9 | 9 | 9 | 11 | — | 21 | 20 | ♀ | 79 |
| 14 | 9 | 7 | 9 | 10 | 14 | 26 | 11 | ♀ | 86 |
| 15 | 9 | 7 | 9 | 10 | 15 | 26 | 10 | ♀ | 86 |
| 17 | 9 | 7 | 9 | 11 | — | 20 | 22 | ♀ | 78 |

| Nr. | 1. Htg. | 2. Htg. | 3. Htg. | 4. Htg. | 5. Htg. | Verp. | Schl. | Geschl. | Summe |
|-----|---------|---------|---------|---------|---------|-------|-------|---------|-------|
| 18 | 9 | 6 | 9 | 7 | 13 | 24 | 14 | ♀ | 82 |
| 20 | 9 | 8 | 8 | 12 | — | 23 | 20 | ♂ | 80 |
| 21 | 9 | 6 | 9 | 8 | 12 | 23 | 15 | ♀ | 82 |
| 23 | 9 | 7 | 9 | 9 | 12 | 25 | 13 | ♀ | 84 |
| 24 | 9 | 7 | 8 | 10 | 13 | 24 | 13 | ♀ | 84 |
| 25 | 9 | 7 | 9 | 9 | 13 | 24 | 13 | ♀ | 84 |
| 26 | 9 | 7 | 8 | 7 | 10 | 21 | 17 | ♀ | 79 |
| 27 | 9 | 6 | 9 | 8 | 12 | 25 | 14 | ♀ | 83 |
| 28 | 9 | 7 | 9 | 13 | — | 21 | 20 | ♀ | 79 |
| 30 | 9 | 7 | 8 | 8 | 11 | 25 | 15 | ♀ | 83 |
| 31 | 9 | 6 | 9 | 11 | — | 21 | 21 | ♀ | 77 |
| 32 | 9 | 6 | 9 | 11 | — | 22 | 20 | ♀ | 77 |
| 34 | 9 | 7 | 10 | 7 | 10 | 20 | 17 | ♀ | 80 |
| 35 | 9 | 7 | 8 | 9 | 13 | 23 | 14 | ♀ | 83 |
| 36 | 9 | 9 | 11 | 10 | — | 21 | 21 | ♂ | 81 |
| 37 | 9 | 7 | 8 | 10 | — | 22 | 20 | ♀ | 76 |
| 38 | 9 | 6 | 9 | 10 | — | 24 | 20 | ♀ | 78 |
| 39 | 9 | 6 | 9 | 11 | — | 24 | 19 | ♀ | 78 |
| 40 | 9 | 6 | 9 | 8 | 10 | 19 | 18 | ♀ | 79 |
| 43 | 9 | 6 | 8 | 8 | 12 | 26 | 14 | ♀ | 83 |
| 44 | 9 | 6 | 8 | 9 | 11 | 24 | 15 | ♀ | 82 |
| 45 | 9 | 6 | 9 | 8 | 11 | 26 | 14 | ♀ | 83 |
| 46 | 9 | 6 | 8 | 9 | 12 | 25 | 14 | ♀ | 83 |
| 47 | 9 | 7 | 9 | 12 | — | 23 | 20 | ♀ | 80 |
| 48 | 9 | 7 | 10 | 11 | — | 23 | 20 | ♀ | 80 |
| 49 | 10 | 7 | 10 | 15 | — | 32 | 13 | ♂ | 87 |
| 50 | 10 | 6 | 9 | 7 | 10 | 21 | 17 | ♀ | 80 |
| 51 | 10 | 8 | 9 | 9 | 13 | 27 | 10 | ♀ | 86 |
| 52 | 10 | 6 | 10 | 11 | — | 26 | 19 | ♂ | 82 |
| 53 | 10 | 9 | 10 | 16 | — | 26 | 15 | ♂ | 86 |
| 55 | 10 | 6 | 8 | 7 | 11 | 20 | 18 | ♀ | 80 |
| 56 | 10 | 7 | 9 | 12 | — | 25 | 19 | ♂ | 82 |
| 58 | 10 | 6 | 9 | 9 | 13 | 25 | 12 | ♀ | 84 |
| 59 | 10 | 8 | 9 | 9 | 12 | 24 | 13 | ♀ | 85 |
| 60 | 10 | 6 | 9 | 11 | — | 22 | 22 | ♂ | 80 |

Tafelerklärung.

Tafel I.

Abb. 1—6. Illustration des Ausgangsversuchs. Dr. Poppelbaum pxt. 1913.

Abb. 1. Frisch geschlüpftes *dispar*-Räupchen. Nur hier sind die Haare ausgezeichnet.Abb. 2—6. Reine *dispar*. Abb. 2b—6b. Reine *japonica* X. Abb. 2a—6a. F_1 *dispar* × *japonica* X.

Abb. 2 vor der 1. Häutung. Abb. 3 nach der 1. Häutung. Abb. 4 nach der 2. Häutung. Abb. 5 nach der 3. Häutung. Abb. 6 nach der 4. Häutung.

Abb. 7—11. Zeichnung der Schneidemühlrasse. Yokoyama pxt. 1914.

Abb. 7. Individuen nach der 1. Häutung mit besonders heller Abdominalzeichnung.

Abb. 8. Das hellste Plusindividuum.

Abb. 9. Das gleiche nach der 2. Häutung (nur 3.—5. Segment).

Abb. 10, 11. Plusindividuen nach der 3. Häutung.

Tafel II.

Alle Figuren Yokoyama pxt. Tokyo 1914.

Abb. 12. Plusindividuen der Schneidemühlrasse nach der 4. Häutung.

Abb. 13, 14. Fiumeraupen nach der 1. Häutung.

Abb. 17. Rasse Kumamoto nach der 1. Häutung. Plustier.

Abb. 18. Desgl. Minustier.

Abb. 20. Rasse Fukuoka nach der 1. Häutung.

Abb. 21. Rasse Kyoto desgl.

Abb. 22—24. Rasse Gifu. Abb. 22. Minustier nach der 1. Häutung. Abb. 23.

Plustier nach der 4. Häutung. Abb. 24. Minustier nach der 4. Häutung.

Tafel III.

Alle Figuren Yokoyama pxt. Tokyo 1914.

Abb. 25—31. Rasse Aomori. Abb. 25—29. Variationstypen nach der 1. Häutung, Klasse V—VII. Abb. 30, 31. Hellste Typen nach der 4. Häutung.

Abb. 32. Rasse Hokkaido 1914 nach der 1. Häutung.

Abb. 34. Desgl. nach der 4. Häutung.

Tafel IV.

Alle Abbildungen Dr. Römer pxt. 1915.

Abb. 15. Rasse Fiume nach der 4. Häutung.

Abb. 16. Desgl. nach der 5. Häutung, besonders helles Tier.

Abb. 19. Rasse Kumamoto nach der 4. Häutung.

Tafel V.

Abb. 33. Rasse Hokkaido 1915 nach der 2. Häutung.

Abb. 35. Desgl. nach der 4. Häutung.

Weitere Untersuchungen über die Wirkung inkretorischer Drüsensubstanzen auf die Morphogenie.

III. Über die Sprengung der Harmonie der Entwicklung¹⁾.

Von

Werner Schulze.

(Anatomisches Institut Würzburg.)

Mit 27 Textabbildungen.

(Eingegangen am 1. Juli 1923.)

Bei den bekannten Fütterungsversuchen mit inkretorischen Drüsensubstanzen an Anurenlarven ist schon den ersten Beobachtern aufgefallen, daß bei Verfütterung von Schilddrüse die Wirkung (Hemmung des Wachstums und Beschleunigung der Metamorphose) nicht alle Organe der Tiere gleichmäßig betraf. Außer *Gudernatsch* haben vor allen Dingen *Romeis* und *Cotronei* auf diese ungleichmäßige Beeinflussung verschiedener Organe hingewiesen. Gleiche Beobachtungen, nämlich differente Wirkung auf die einzelnen Organe, haben auch alle jene Autoren gemacht, die durch Veränderung äußerer Milieubedingungen, z. B. von Temperatur, Sauerstoffgehalt und anorganisch-chemischen Substanzen des Wassers die Entwicklung von Amphibienlarven experimentell veränderten. Bei genauer Durchsicht der Literatur habe ich gefunden, daß zwar fast alle Untersucher der Entwicklung von Amphibienlarven, die die äußeren oder inneren Entwicklungsbedingungen der Versuchstiere im Experiment modifizierten, solche Störungen der normalen harmonischen Entwicklung beobachtet haben. Schaut man sich aber darnach um, ob eine gewisse Regelmäßigkeit vorhanden ist in bezug auf die Art des Organes, das bei den verschiedenen Versuchsbedingungen am schnellsten und stärksten reagierte, so macht man die Feststellung, daß einerseits diejenigen Organe am ehesten verändert werden und am stärksten reagieren, die noch am wenigsten weit ausdifferenziert sind, andererseits diejenigen Organe am stärksten beeinflußt werden, die bei den veränderten Versuchsbedingungen eine erhöhte funktionelle Bedeutung für den Gesamtorganismus bekommen (*Oskar Hertwig*, *Doms* und *Hartmann*). Ein Zusammenhang zwischen der Herkunft der Organe in

¹⁾ Über die dieser Arbeit zugrunde liegenden Versuchsergebnisse habe ich im April dieses Jahres in einem Vortrag in der Biologischen Gesellschaft in Kopenhagen berichtet.

bezug auf ihre Ableitung von Grundeinheiten des Embryos, den verschiedenen Keimblättern, und der Stärke der Beeinflußbarkeit läßt sich aber bei den Experimenten an Anurenlarven nach Verlassen der Keimhüllen bei dieser Durchsicht der Literatur nicht feststellen.

Bei meinen experimentellen Untersuchungen an Anurenlarven, bei denen ich durch Athyreose oder Hyperthyreose eine Störung der normalen Entwicklungsvorgänge erhielt, konnte ich nun eine gewisse Beziehung zwischen der Abstammung der Organe von den einzelnen Keimblättern und ihrer Beeinflußbarkeit durch völliges Fehlen oder durch ein Zuviel von Schilddrüse im Organismus des Versuchstieres feststellen, worüber ich im folgenden berichten will.

Eine vollständige Athyreose erhält man bei Anurenlarven durch die radikale Exstirpation der beiderseitigen Schilddrüsen. Über die im Anschluß hieran auftretenden Veränderungen, nämlich »bedingte Neotenie« in den ersten neun Monaten nach der Operation, habe ich in meiner zweiten Mitteilung in diesem Archiv im Herbst vergangenen Jahres berichtet. Bei längerer Dauer der Beobachtungszeit treten Veränderungen am völlig thyreopriven Versuchstier auf, die ich heute ergänzend beschreiben muß, und die eine radikale Störung der normalen Entwicklungsharmonie darstellen.

Während die Erreichung einer Athyreose durch die radikale Entfernung der Schilddrüsenanlage auch theoretisch unangreifbar ist, verhält es sich anders mit der Erzeugung einer Hyperthyreose. So sagt Gley noch 1921 in seinem kurzen Abriß über die inkretorischen Drüsen, dass die Erzielung einer echten Hyperthyreose bisher noch nicht gelungen sei, wobei er sich auf die bis dahin bekannt gewordenen Schilddrüsenfütterungs- und Implantationsversuche bezieht. Er ist der Ansicht, daß man es bei der Resorption von Schilddrüsensubstanz vom Darmkanal aus und bei dem raschen Abbau auch arteigener Schilddrüsenimplantate im Säugerorganismus nicht nur mit quantitativen Veränderungen des inkretorischen Gleichgewichts in bezug auf die Schilddrüse zu tun habe, sondern daß dabei auch stets qualitative Abweichungen anzunehmen seien. Ein ähnlicher Einwand läßt sich a priori bei den Schilddrüsenfütterungsversuchen von Gudernatsch, Romeis, Abderhalden und anderen an Amphibienlarven machen. In meiner vorläufigen Mitteilung in der Klin. Wochenschr. (Jahrg. I, Nr. 18) habe ich schon darauf hingewiesen, wie ich versucht habe, experimentell bei Anurenlarven eine rein quantitative Verschiebung des Thyreoideagleichgewichts im Sinne einer Hyperthyreose durch Implantation arteigener Schilddrüsen zu erzielen. Bekanntlich zeichnen sich die Amphibienlarven dadurch aus, daß bei ihnen homoioplastische Transplantationen auf Dauer gelingen (Born u. a.). So heilen auch art-eigene Schilddrüsen erwachsener Bombinatoren, die man auf Larven

derselben Art überpflanzt, reaktionslos ein und bleiben während der ganzen Dauer der Versuchsperiode völlig oder wenigstens zum großen Teil unverändert. Ich glaube, daß man so bei dieser Versuchstechnik der Erzielung eines echten Hyperthyreoidismus ziemlich nahekommt. Außer solchen arteigenen Schilddrüsentransplantationen habe ich auch Transplantationen artfremder Schilddrüsen vorgenommen (Rinder-, normale menschliche Schilddrüse und Basedowstruma). Die Ergebnisse der Transplantationsversuche und ihr Vergleich mit den bekannten Fütterungsversuchen der Autoren, die ich ebenfalls ausführte, lassen

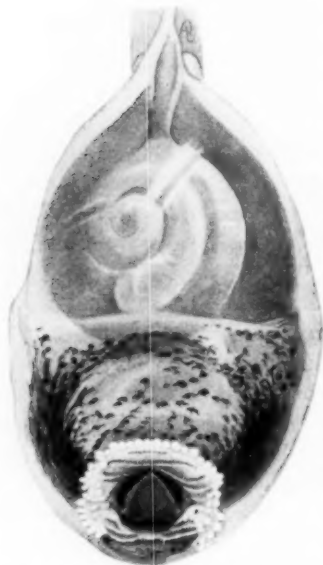


Abb. 1. Freßapparat einer normalen *Fusca*-Larve. Etwa 3 \times vergr.

durch ihre Übereinstimmung in wesentlichen Punkten die Bedeutung der Fütterungsversuche als Mittel zur Erzielung einer Hyperthyreose erkennen. Bei den Schilddrüsentransplantationstieren tritt wie bei den Fütterungstieren eine Hemmung des Wachstums und eine starke Beschleunigung der Metamorphose auf. Die genaue Untersuchung der Tiere in histologischen Querschnittserien bestätigt den schon makroskopisch erkennbaren Befund, daß bei der Hyperthyreose ebenfalls eine vollständige Sprengung der normalen Entwicklungsharmonie auftritt. Die Ergebnisse der Exstirpationsversuche an *Rana fusca*-Larven und die Implantationsversuche an *Bombinator*-Larven, also Tieren einer anderen Anurenart, bilden so schöne Gegenstücke, daß sich bemerkenswerte allgemeinere Schlußfolgerungen daran anknüpfen lassen.

Von den Versuchslarven meiner Exstirpationsserie von *Fusca*-Larven vom Sommer 1921 behielt ich zwei Versuchstiere, bei denen die Entfernung der Schilddrüse restlos gelungen war, monatelang am Leben, wobei der Entwicklungszustand der Tiere zunächst vollkommen unverändert blieb, während sie gleichzeitig zu Riesenlarven heranwuchsen (II. Mitteilung in diesem Archiv). Eines von diesen Tieren erhielt nach dreimonatigem Verharren in diesem Zustand Schilddrüsensubstanz zu fressen und gab mir durch das Einsetzen gewisser Umwandlungsvorgänge das experimentum crucis für die Notwendigkeit der Schilddrüse für die Metamorphose der Amphibienlarven (Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 52, H. 1 u. 2, Abb. 2 u. 3). Das zweite Tier blieb bis Anfang April des nächsten Jahres un-

verändert und entsprach in seinem Äußeren dem Bild vom November 1921, wie ich es in meiner II. Mitteilung gegeben habe. Es handelt sich um eine harmonisch gebaute Riesenlarve, deren Körper und Kopfform und deren Färbung vollkommen larval ist. Das Tier besaß einen langen Ruderschwanz mit breitem Flossensaum, relativ kleine weit zurückstehende Augen, an denen keine Lidfalten gebildet waren. Es hatte einen rein larvalen Freßapparat mit Papillen, Hornzähnen, Hornleisten und -kiefern. Die hinteren Extremitäten sind noch An-



Abb. 2. Freßapparat des thyreopriven Versuchstieres F₂₅. Schwund und Abnutzung der Hornkiefer und -zähnen. Vergr. etwa $7\frac{1}{2} \times$.

fang April 1922 in ihrer Entwicklung unverändert im Vergleich zu dem Entwicklungszustand beim Operationstermin im Juni des vorhergehenden Jahres. Sie sind aber im harmonischen Verhältnis zur Zunahme der Körpergröße gewachsen. Beim Schwimmen machen sie leichte Mitbewegungen. Mitte April 1922 gehen Veränderungen an der jetzt 13 Monate alten Versuchslarve vor sich. Das bisher sehr lebhafte und gefräßige Tier wird matt, frißt nicht und wühlt sich in den Schlamm Boden des Aquariums ein. Die genaue Besichtigung zeigt merkwürdige Veränderungen und Abnutzung des larvalen Freßapparates. Als absolute Neubildung in der Natur hatte das Riesentier bei seinem

Wachstum einen seiner Größe und Gestalt nach harmonischen larvalen Freßapparat ausgebildet. Der larvale Kieferapparat der Anurenlarven wird gewöhnlich auch bei ungünstigen Milieubedingungen nur in ganz seltenen Ausnahmefällen länger als 3—4 Monate gebraucht. Gewöhnlich wird er schon viel eher bei der Metamorphose abgeworfen und durch die bleibenden Freßorgane ersetzt. Bei dem neotenischen Versuchstier (Protok. Nr. F₂₅, 1921) ist der larvale Freßapparat nach 13 monatiger Beanspruchung abgenutzt worden und wird nun als typisches Larvenorgan nicht mehr neu gebildet. Dies illustrieren die Abb. 1 und 2¹⁾, von denen das erste den Freßapparat einer normalen *Fusca*-Larve auf der Höhe seiner Entwicklung zeigt, während das zweite Bild die Abnutzungserscheinungen nach 13 monatiger Benutzung wiedergibt. Während die Papillen um die Maulöffnung herum in ihrer Größe zwar etwas zurückgegangen sind, jedoch erhalten blieben, sind die Hornzähnen und die Hornleisten und -kiefer des Tieres



Abb. 3. Thyreophris Versuchstier F₂₅ nach der Fixierung. Maul-, Kopf- und Körperform larval. Langer Ruderschwanz mit breitem Flossensaum, dagegen große und weitentwickelte hintere Extremitäten. Vergr. etwa $1\frac{1}{2} \times$.

fast vollständig der über die normale Zeit hinaus dauernden mechanischen Beanspruchung zum Opfer gefallen. Der ganze Apparat gibt so den Anblick eines »Greisengebisses«. Es gelang mir, dem Tier noch eine Zeit lang Nahrung zuzuführen, indem ich ihm eine ziemlich dünnbreiige Paste von Trockenmilch und Eigelbpräparaten mit kleinen Mengen von geriebenen und getrockneten Algen vermischt, anbot, die es gerne nahm. Im Mai traten dann weitere Veränderungen auf, die das bisherige Bild einer harmonisch gebauten, in ihrem Entwicklungszustand zurückgebliebenen, Riesenlarve völlig veränderten.

Zunächst wurde die Haut an der Ventralseite weißlich und undurchsichtig. Am Rücken traten die bei jeder älteren Larve vorhandenen Drüsenlängswülste stärker hervor. Gleichzeitig zeigten sich Veränderungen der hinteren Extremitäten, die beim Schwimmen stärker mitbewegt werden. Sie werden länger, am Ober- und Unterschenkel zeigen sich kräftige Muskelwülste. Auch die Zehen wachsen und die

¹⁾ Die Zeichnungen dieser Arbeit verdanke ich Herrn Oberzeichner A. Vierling in Heidelberg.

Haut zeigt zahlreiche Drüsenpunkte. Ob auch an den vorderen Extremitäten Veränderungen vorgehen, und ob sie beim Schwimmen und bei Abwehrbewegungen mitbenutzt werden, ist nicht sicher zu entscheiden, da sie beiderseits unter dem Operculum liegen bleiben. Dabei behält das Tier seine übrigen Larvencharaktere bei. Insonderheit bleiben die Körperformen und Pigmentierung, der lange Ruderschwanz mit breitem Flossensaum und die Reste des larvalen Mundapparates erhalten, wie die makroskopische Beobachtung zeigt. Die Analöffnung liegt vom Körperende entfernt in der ventralen Schwanz-

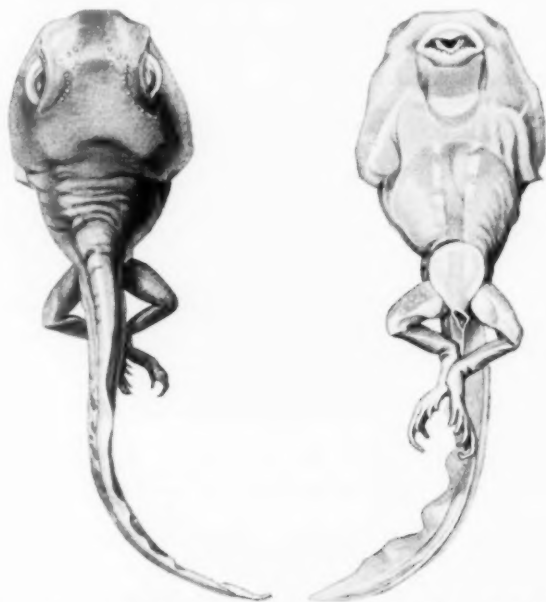


Fig. 4. Dorsal- und Ventralansicht desselben Versuchstieres F_{25} nach der Fixierung. (Vgl. Abb. 3 und Text.) Vergr. etwa 1,85 des Originals.

flosse. Einzig der Kopf scheint kürzer (vgl. Abb. 3 u. 4). So ist das Bild der harmonisch entwickelten Riesenlarve jetzt durch die Weiterentwicklung der Extremitäten grob entstellt. Von Mitte Mai 1922 an verweigerte das Versuchstier auch die Aufnahme der besonderen Kost; es wird matt. Am 19. Mai tritt an der Ventralseite vor dem After Ödem auf. Das Tier läßt sich öfters an die Wasseroberfläche treiben, wo es senkrecht im Wasser steht und anhaltende angestrenzte Atembewegungen macht. Da in den folgenden Tagen das Tier noch matter wird, und das Ödem an der Ventralseite zunimmt, wird es, um dem Absterben zuvor zu kommen, im *Petersenschen* Fixiergemisch eingelegt. Die Nachmessung vor seiner Fixierung zeigte, daß es in

letzter Zeit etwas kürzer geworden ist. Die Körperlänge hat um 1 und die Schwanzlänge um 6 mm abgenommen. Die größte Breite des Tieres ist gleich geblieben. Die auf den Abb. 3 und 4 auffallende Schrumpfung des Leibes ist bei der Nachhärtung im Alkohol entstanden.

Das Tier wurde in eine lückenlose Querschnittsserie (Serie 3, 1922) zerlegt, Einbettung über Tetrachlorkohlenstoff, Schwefelkohlenstoff in Paraffin, Schnittdicke 10μ . Färbung: Delafields Hämatoxylin, Methylenblau, Pikrofuchsin. Um es gleich vorweg zu nehmen, die Schilddrüsen des Tieres waren beiderseits restlos entfernt. Im übrigen bestätigt der histologische Befund meine Beobachtungen, die ich schon makroskopisch machen konnte. Während

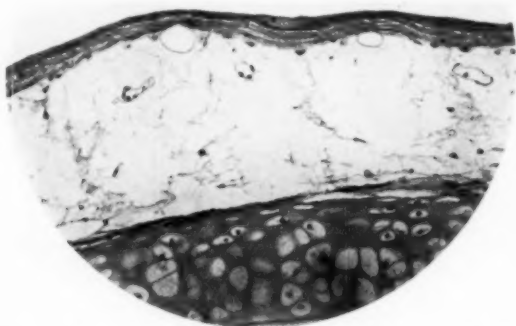


Abb. 5. Rückenhaut von F_{25} . Larvale Epidermis, dickes, vielschichtiges Corium mit schönen senkrechten Faserzügen. Vergr. $117\times$. (Die Grenze zwischen Epidermis und Corium ist nach dem Präparat durch einen feinen weißen Strich betont.)

ein Teil der Gewebe und Organe völlig auf dem Larvenzustand verharrt, ist die Ausdifferenzierung bestimmter anderer Gewebe und Organe für sich weiter gegangen und entspricht dem Entwicklungszustand, wie man ihn nur bei den entsprechenden Organen von Fröschen findet, die ihre Metamorphose hinter sich haben. So ergibt sich eine vollkommene Störung der harmonischen Entwicklung des Tieres. Die histologische Schnittserie des thyreopriven F_{25} habe ich verglichen mit Schnittserien von Tieren desselben Laichballens im Anfang und nach Vollendung der Metamorphose. Es zeigt sich nun, daß die epithelialen Organe, insonderheit die Epidermis des Tieres, Gehirn und Rückenmark, die Epithelien des Darmkanales, ferner die großen Anhangsdrüsen des Darmes, die Kiemen, Lungen, Zunge und Freßapparat larvale Verhältnisse zeigen. Im Gegensatz dazu ist die histologische Ausdifferenzierung bei der Keimdrüse und dem Thymus, ferner auch das Wachstum der Hypophyse und Epiphyse weiter gegangen. Die bindegewebigen Teile der Haut, das Corium, ferner der ganze aktive und

passive Bewegungsapparat des Tieres sind ausdifferenziert. Die Vornieren sind zurückgebildet und die Urnieren weiterentwickelt.

Auf einem bestimmten Entwicklungsstadium der Ontogenese entspricht der Entwicklungszustand eines Organes oder Organsystemes dem der anderen innerhalb der physiologischen Variabilitätsbreite. Diese normalen Verhältnisse sind nun hier grob gestört. Nicht nur, daß einzelne Organe, im Ganzen miteinander verglichen, vollkommen verschieden weit entwickelt sind, die Dissoziation der Entwicklung betrifft auch die einzelnen Bestandteile eines Organes, soweit sie von verschiedenen Keimblättern herkommen. Das ist besonders deutlich an der Haut, bei der Epidermis und dem Corium, welche vollständig

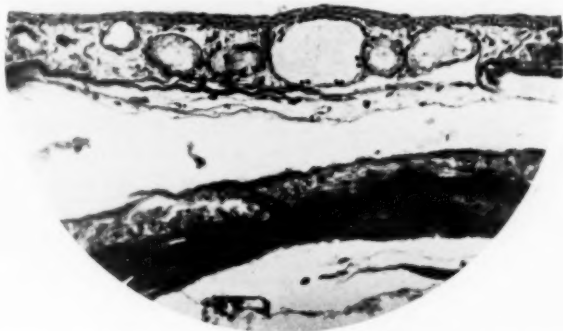


Abb. 6. Entwicklung der Epidermis und Hautdrüsen, Ausdifferenzierung des Coriums bei einem thyreoopriven Tier mit Schilddrüsenachfütterung (F₂₄). Vergr. 117 \times . (Die Kerngrenzen in der Epidermis sind nach dem Präparat verstärkt.)

disharmonisch entwickelt sind. Die Epidermis der dorsalen Rumpfhaut besteht aus einer zweireihigen Lage platter Epithelzellen und enthält bis auf die beiden dorsalen Drüsenlängswülste nur erst wenige intraepidermale Drüsenknospen. Diese dünne larvale Epidermis ist verbunden mit einem Corium, wie man es so dick und differenziert bei einer derartig geringen Entwicklung der zugehörigen Epidermis sonst nicht findet. Es besteht aus zahlreichen Lagen parallelfaserigen Bindegewebes, die von vielen senkrechten Fasern durchbohrt werden (Abb. 5). Der Körper des Versuchstieres hatte einen hohen Turgor; vielleicht bedingte er die starke Entwicklung des Coriums mit seinen zahlreichen Lamellen und senkrechten Fasern. Füttert man beim thyreoopriven Tier Thyreoida nach (F₂₄ Serie 1921), so verwandelt sich die ganze Rückenhaut in allen ihren Teilen. Die Epidermis wird vielschichtig. Die oberste Zellage verhornt. Es entstehen zahlreiche Drüsen, und das Corium bildet die beiden peripheren kompakten Lagen und die dazwischen gelegene Substantia spongiosa aus. Es zeigen diese Vorgänge sehr schön die

Abhängigkeit der epithelialen Hautelemente von der Schilddrüse und die Bedeutung ihres Inkretes für die sekundäre Ausbildung der typischen Coriumschichten (Abb. 6). Die einzelnen Provinzen der Haut des thyreopriven Versuchstieres F_{25} differieren ebenfalls in ihrem Entwicklungszustand, wie es Abb. 7 zeigt. Während, entsprechend der larvalen Epidermis, an der Bauch- und Rückenseite des Tieres bis auf die dorsalen Drüsenlängswülste alle weiter entwickelten Hautdrüsen fehlen, zeigt dieses Übersichtsbild über der hier getroffenen vorderen Extremität, die unter dem Operculum liegt, eine anscheinend weit entwickelte Haut, die durch große, schön entwickelte seröse Drüsen ausgezeichnet ist. So ist über dem Bewegungsapparat der vorderen Ex-

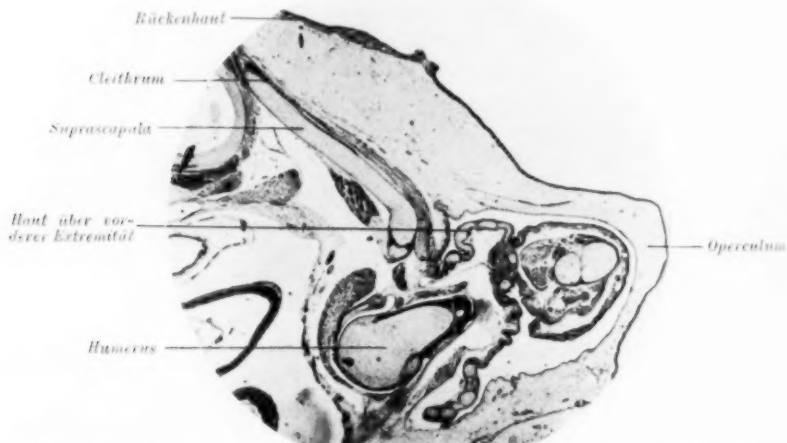


Abb. 7. Differentie Entwicklung von Rückenhaut und Haut über vorderer Extremität (unter Operculum) bei F_{25} . Vergr. 17 \times .

tremität, der, wie die Abbildung zeigt, weit entwickelt ist, auch die Haut zum Teil in ihrer Ausdifferenzierung fortgeschritten. Die Untersuchung mit stärkerer Vergrößerung (Abb. 8) zeigt aber, daß hier die einzelnen Bestandteile der Haut verschieden weit sind. Nur das bindegewebige Corium und die in ihm gelegenen, zum großen Teil schon zur Zeit des Operationstermines abgeschnürten Hautdrüsen sind so stark ausdifferenziert, wie es die Abbildung zeigt. Das Corium, das in eine periphere und basale kompakte Lage und eine dazwischen befindliche spongiöse Schicht zerfällt, ist auch viel weiter als das Corium der Rücken- und Bauchhaut. Diese weitentwickelten bindegewebigen Anteile der Haut über der Extremität werden nun von einer ganz larvalen Epidermis bedeckt, die von zweireihigem platten Epithel gebildet wird. Während so die Annahme nahe liegt, das in Abhängigkeit von dem weit ent-

wickelten Bewegungsapparat die bindegewebigen Teile und die Drüsen der bedeckenden Haut zur Weiterentwicklung angeregt wurden, ist es besonders auffallend, daß die zugehörige Epidermis in ihrer Differenzierung so weit zurück ist, wie es der Vergleich mit der Kontrollabbild. 9 zeigt. Hier finden wir bei einem Versuchstier, das nach Mißlingen der Thyreoidektomie die Metamorphose gerade beendet hat (12 b-Serie), eine vielschichtige Epidermis mit verhornter oberflächlichster Zellenlage, die einem ausdifferenzierten Corium mit zahlreichen Drüsen aufsitzt. So ist beim Integument des thyreopriven Tieres außer einer dissoziierten Entwicklung der verschiedenen



Abb. 8. Haut über vorderer Extremität von F₂₅ bei stärkerer Vergr. Disharmonie zwischen Epidermis und Corium nebst Drüsen. Vergr. 150 ×.

Hautprovinzen auch ein völlig disharmonischer Entwicklungszustand der einzelnen Teile der Haut innerhalb verschiedener Regionen vorhanden. Es ist die Sprengung der normalen Entwicklungsharmonie im Bereich der Haut besonders auffällig und zeigt am thyreopriven Tier bei völligem Sistieren der Epidermis-

differenzierung eine isolierte Fortentwicklung der bindegewebigen Elemente und der schon vorher abgeschnürten Drüsenanlagen, wahrscheinlich in Abhängigkeit von dem darunter befindlichen Bewegungs-

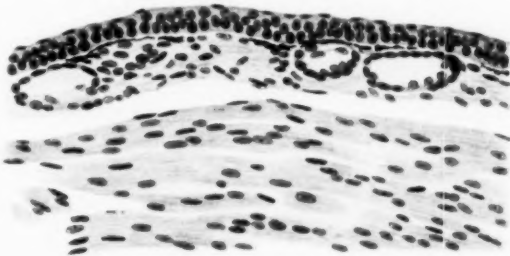


Abb. 9. Vielschichtige Epidermis mit verhornter oberster Zellenlage, große Hautdrüsen bei ausmetamorphosierter Kontrolle zu F₂₅. Vergr. 233 ×. (Entsprechende Stelle der Haut der vorderen Extremität.)

apparat der vorderen Extremität. Ich erinnere an den Befund von Taube

¹⁾ Nach neueren amerikanischen Untersuchungen von William H. Cole, die mir leider nur im Referat zugänglich waren, ist das bei der Transplantation

des thyreopriven Tieres ist nämlich weit entwickelt. In Übereinstimmung mit dem erhaltenen larvalen Freßapparat und dem larvalen Darm sind die zugehörigen Schädelknorpel wohl erhalten. Die Kapseln des Gehör- und Gleichgewichtsapparates sowie der Gehirnschädel zeigen starke Verknöcherung, wie sie nur die Kontrolle nach vollständigen Abschluß der Metamorphose annähernd gleich stark aufweist (12b-Serie). Die Wirbelkörper, -bögen und -querfortsätze sind ebenfalls so weit verknöchert wie beim fertigen Jungfrosch. Die vom Wirbelkörper eingeschlossenen Chordateile sind stark geschrumpft, ihre Querschnitte, besonders peripher, von dicken Bindegewebsfasern und zugehörigen Bindegewebszellen erfüllt. Der Stützapparat der vorderen Extremitäten zeigt Verknöcherung bis in die Zehen hinein. Die Knochenschalen am Oberarm- und Unterarmknochen sind sehr dick. Ein weit entwickeltes Cleithrum ist der Suprascapula aufgelagert. Die Muskulatur sowohl der Extremitäten wie auch des Rumpfes ist vollständig ausdifferenziert. Die Muskelfasern zeigen überall die typische Querstreifung. Bei einem Kontrolltier mit nur partiell gelungener Entfernung der Thyreoidea (12c-Serie), das seiner Körperform nach mit dem thyreopriven Tier verglichen werden kann,

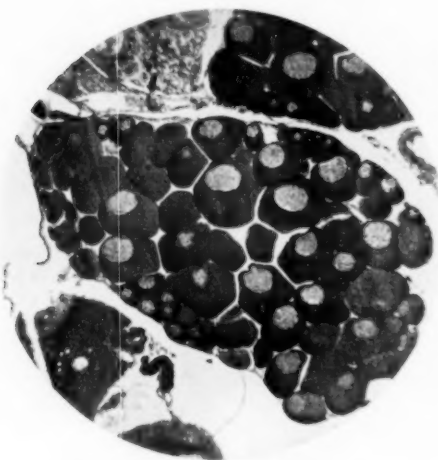


Abb. 10. Weit entwickeltes Ovarium des thyreopriven Tieres F₂₅. Vergr. 33 \times .

zeigt der Oberarm nur eine ganz zarte Knochenmanschette. Eine Markraumbildung im Knorpel fehlt noch. In den peripheren Teilen der Extremität sind die Muskeln noch blastematös, ohne Ausbildung der Querstreifung der Fasern. Von den inkretorischen Drüsen des thyreopriven Tieres

der Haut bei Anurenlarven anders. Hier wird das transplantierte Hautstück nicht von der Unterlage beeinflusst, sondern entwickelt sich herkunftsgemäß. Da alle andern Befunde bei meinen Experimenten dafür sprechen, daß zwar weiter entwickelte »Epithel-Organ« ihr zugehöriges Stützgewebe zur Differenzierung anregen, daß aber gerade, z. B. beim Darm des thyreopriven Tieres, die ausdifferenzierte Muskulatur das Epithel nicht zur Umwandlung bringt, möchte ich diesen einen Fall registrieren, ohne seine Bedeutung zu hoch anzuschlagen. Hier muß die Thyreoidektomie bei jüngeren Larven ergänzend hinzukommen, bei denen noch nicht vor der Operation ein Teil der Hautdrüsen der vorderen Extremität wenigstens schon in Anlage vorhanden war wie bei F₂₅.

zeigt die Keimdrüse ein sehr weit entwickeltes Ovarium, dessen Keimzellen entsprechend den Ovarien von ausmetamorphosierten Jungfröschen auf dem »Wachstumsstadium« (*Witschi*) stehen. Die einzelnen Keimepithelien sind sehr groß, dotterhaltig und von isolierten Genitalstrangzellkapseln umgeben. Nur in der Peripherie findet man noch einzelne kleine Eizellnester. Einige der großen Keimepithelien zeigen Merkmale der Degeneration (Abb. 10). *Hofmeister* beobachtete (nach *Biedl*) nach der Exstirpation der Schilddrüse bei jungen Kaninchen am Ovarium neben degenerativen Veränderungen verfrühte Reifung zahlreicher Follikel. Die Thymusanlagen entsprechen in ihrer Entwicklung ebenso wie die Keimdrüsen denen des thyreopriven, mit Schilddrüse nachgefütterten Tieres (F_{24}), das ich in meiner vorigen Arbeit beschrieb. Die kleinen Thymuszellen sind fast vollständig aus dem Querschnittsbild verschwunden und nur noch in der Peripherie zu finden. Die epithelialen Zellen bilden Cysten, die unter Umständen so viel Inhalt haben, daß die Epithelzellen der Wandung flach sind (Abb. 11). Die Thymusanlagen haben sich somit wie die Keimdrüsen weiter entwickelt. Die Hypophyse ist sowohl ihrer Länge wie

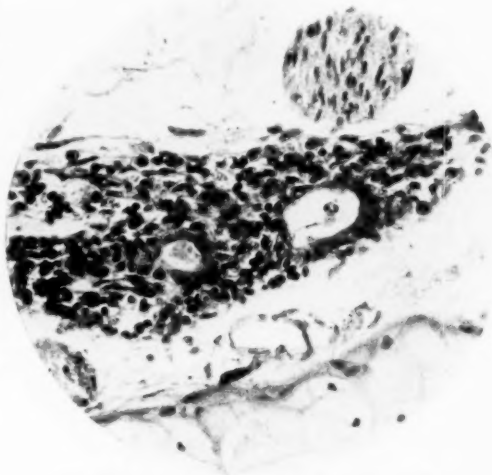


Abb. 11. Cystenbildung in dem Thymus von F_{25} .
 Vergr. 233 \times .

ihrem relativen Querschnitt (zum Gehirn) nach sehr groß. Die Zellelemente des drüsigen Abschnittes zeigen keine Besonderheiten. *Rößle* sah beim Warmblüter nach Entfernung der Thyreoidea Hypertrophie der Hypophyse auftreten. Ebenso wie bei der Hypophyse fällt beim thyreopriven Tier die außerordentliche Größe der Epiphyse im Vergleich mit den Kontrollen auf (Tabelle VII). Auch hier sind Besonderheiten des histologischen Baues nicht zu erkennen.

Gehirn und Rückenmark des thyreopriven Tieres zeigen Organsysteme, wie sie ihrem Bau und ihrer relativen Größe nach für Larven charakteristisch sind. Aus dem Umstand, daß die Organe bis zu dem Tode des Tieres normal funktionieren, kann man außerdem den Rückschluß machen, daß sie in ihrem Funktionszustand dem Larventyp

des Tieres adäquat waren. Über das Herz und das Gefäßsystem vermag ich in bezug auf die Höhe der Differenzierung keine bindende Aussage zu machen, da mir hier vergleichende Untersuchungen noch fehlen. Jedoch zeigte das Tier bis kurz vor seinem Tode, wo Ödembildung an der Ventralseite auftrat, keine Störungen, die man auf ein Versagen des Herzens und des Gefäßsystems zurückführen könnte. Im Bereich des Darmsystems im weitesten Sinne des Wortes ist die Sprengung des normalerweise harmonischen Merkmalkomplexes wieder außerordentlich deutlich. Soweit er nicht abgenutzt war, ist noch ein rein larvaler Freßapparat vorhanden. Die Zunge des Tieres ist außerordentlich klein (wie bei älteren Larven), an der Oberfläche finden sich zahlreiche kleinere Drüsenanlagen, in der Tiefe tritt die

Muskulatur noch rein blastematös auf.

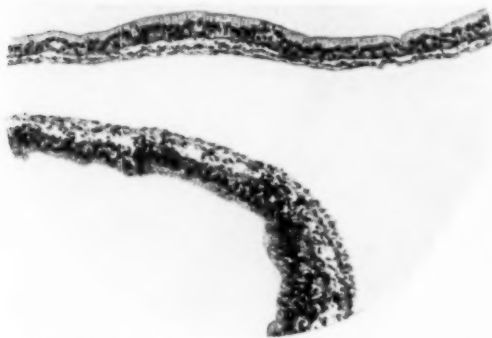


Abb. 12. Darm von F₂₅. Larvales Epithel. Muscularisschichten gebildet. Vergr. 83 X.

Das Darmrohr zeigt in seinem Anfangsteil und in seinem Endabschnitt den typischen Bau des Darmrohrs älterer Froschlarven vor Eintritt der Metamorphose. Der mittlere Teil des Darmkanals ist in seinem histologischen Aufbau außerordentlich interessant. Zunächst ist der Darm noch sehr

lang und zeigt eine dreifache Doppelspirale. Das Epithel ist ein- bis zweireihig, hochkubisch und läßt stärkere Fältelungen, »Epithelcystenbildung« und andere Merkmale der Metamorphose vollkommen vermissen. Zu diesem larvalen Epithel steht die periphere Wand des Darmrohres in merkwürdigem Gegensatz. Man findet eine deutliche Verdickung der peripheren Lagen der Darmwand im Vergleich mit einem Kontrolltier (12c-Serie), das im Beginn der Metamorphose steht und an Stellen des Darmrohrs, die noch nicht in Umwandlung begriffen sind, gleiche Epithelverhältnisse aufweist wie F₂₅. Man findet eine deutliche Ring- und Längslage von Darmmuskulatur, die von der Serosa überzogen wird. Die Submucosa ist ebenfalls vorhanden. Bei dem Kontrolltier mit larvalen Epithelverhältnissen fehlt die Ausdifferenzierung der Muskelschichten noch vollständig (Abb. 12 und 13). So machen wir hier die bemerkenswerte Erfahrung, daß auch im Bereich des Darmrohres das Epithel in seiner Entwicklung zurückgeblieben ist, während sich die Muskelschichten,

als Derivate des mittleren Keimblattes, ausdifferenziert haben. So ist es zu einer Sprengung des normalen Komplexzusammenhanges gekommen. Dieser merkwürdige Befund besitzt dadurch eine besondere Bedeutung, daß er mit der Ansicht *Reichenows* über die Vorgänge am Anurendarm bei der Metamorphose unvereinbar ist. *Reichenow* ist der Ansicht, daß primär durch Verschiebung und Kontraktion von Muskelzellen bei der Metamorphose die Muskelschichten des Darmes entstehen. So sollen die ersten Umwandlungsvorgänge bei der Darmumbildung die periepithelialen Elemente betreffen. Sekundär sollen dann diese Veränderungen die Umwandlungsvorgänge des Epithelrohres zur Folge haben. Dieser Ansicht *Reichenows* wird durch den Befund ausgebildeter Muskelschichten bei larvalen Darmepithelverhältnissen der Boden entzogen. Auch die spiegelbildlichen, später zu besprechenden, histologischen Befunde bei hyperthyreotischen Anurenlarven zeigen, daß offensichtlich das Epithel bei den Umwandlungsvorgängen vorangeht und sekundär die Veränderungen der bindegewebigen Elemente, die mit ihm verbunden sind, zur Folge hat.

Die Leber des thyreo-priven Tieres ist relativ groß, weit verzweigt und pigmentarm, also larval. Das Pankreas ist relativ groß wie bei Larven. Die Kiemen sind noch voll ausgebildet, besonders in den dorsalen Partien. In den ventralen Kiementeilen findet sich eine Schimmelpilzinfektion. In ihrem Bereich ist das Epithel der Kiemenzöttchen stark zusammengesintert. Die Kiemengefäße sind prall mit Blut gefüllt. Nächst der Unmöglichkeit der Nahrungsaufnahme infolge Abnutzung des Kieferapparates halte ich diese Infektion der Kiemen für eine wichtige Todesursache, wozu nun allerdings noch der ganze große Komplex der Disharmonien, teilweise Fortentwicklung und teilweises Stehenbleiben der Organentwicklung, kommt. Es ist charakteristisch, daß auch hier ein Organ erkrankt ist, das sehr viel längere Zeit funktionell beansprucht wurde, als es bei normalen

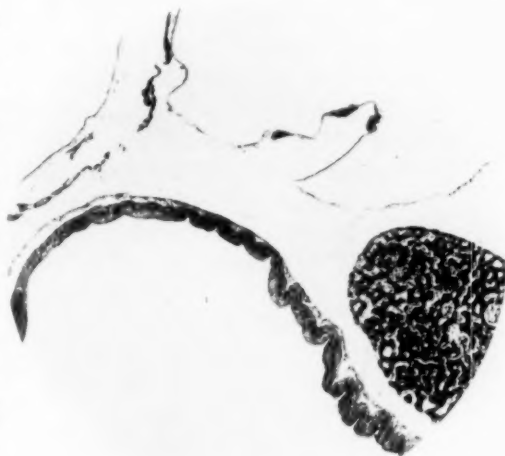


Abb. 13. Typischer, larvaler Darm einer Anurenlarve. Larvales Epithel auf sehr zarter Bindegewebsunterlage. Muskelschichten noch nicht gebildet. Vergr. 83 \times .

Froschlarven der Fall zu sein pflegt. Das Epithel der Lungensäckchen des thyreopriven Tieres unterscheidet sich seiner Struktur nach nicht von dem der Kontrollen. Die periepithelialen Lagen der Lungensäckchen sind sehr dick. Sie bestehen aus zahlreichen unregelmäßigen Bindegewebslagen, die mit unregelmäßigen Zügen glatter Muskulatur abwechseln. Die Wandungen sind sehr gefäßreich. Das Epithel ist in Form länglicher Krypten und einfacher tubulöser Drüenschläuche in die dicken Wände der periepithelialen Lagen hineingewölbt. Die Vornieren von F_{25} sind vollständig zurückgebildet, die Urnieren groß und weit entwickelt. Bei den Sinnesorganen ergaben sich am Auge des thyreopriven Tieres bemerkenswerte Befunde. Während Retina und Linse, die ja schon vor der Metamorphose weit entwickelt sind, gegenüber den Kontrolltieren vor und nach Abschluß der Metamorphose keine Besonderheiten zeigen, verhält es sich anders mit der Cornea. Beim thyreopriven Tier wie bei einer vollentwickelten Froschlarve vor Metamorphosebeginn besteht sie aus einem flachkubischen zweischichtigen Epithel, das sich auf einer dicken, kompakten, wenig gegliederten, parallelfaserigen Bindegewebslamelle mit wenigen Zellkernen aufbaut. Im Gegensatz dazu ist das Epithel bei den Kontrollen nach Abschluß der Metamorphose vielschichtig, die obersten Lagen der Zellen sind flach, die Längsachsen der gestreckten Zellen sind parallel zur Oberfläche. Das unter dem Epithel liegende Bindegewebe ist breiter, locker in der Zusammenlagerung seiner Fasern, und zeigt viele Bindegewebskerne. So zeigt die Cornea beim thyreopriven Tier ein Larvalbleiben des Epithels. Die Drüsen der Orbita sind bei F_{25} nicht entwickelt, auch fehlt die Bildung von Lidfalten. So machen wir bei der Übersicht über den histologischen Bau der Organe des thyreopriven Tieres die merkwürdige Erfahrung, daß die epithelialen Gewebe und Organe, soweit sie sich von dem äußeren und inneren Keimblatt ableiten, in der Entwicklung zurückbleiben, während die Abkömmlinge des mittleren Keimblattes in ihrer Entwicklung weitergehen. Nach völliger Ausschaltung der Schilddrüse sistiert also die Fortentwicklung der Gewebe und Organe der ersten Gruppe, wenn die Reizstoffe der Thyreoidea fehlen, der »Sensibilisator«, der die Milieufaktoren als »formative Reize« wirksam werden läßt (vgl. *Herbst, Format. Reiz.*). Eine Ausnahme bilden die Keimdrüse und die Thymusknötchen, ferner bezüglich ihrer Größe die Hypophyse und die Epiphyse. So muß es nun offen bleiben, ob die Fortentwicklung der Derivate des mittleren Keimblattes nach völliger Ausschaltung der Schilddrüse von sich aus geschieht, oder in Abhängigkeit von den sich weiter entwickelnden Ovarien. Da wir aus den Untersuchungen *Leo Adlers* wissen, daß die radikale Entfernung der Thymusdrüsen ohne jede Bedeutung für die Weiterentwicklung von Anurenlarven

ist, so liegt die Annahme nahe, daß ihre selbständige Umbildung zu Thymusdrüsen, wie wir sie bei ausmetamorphosierten Fröschen finden, keine große Bedeutung für die andern Organe des thyreopriven Tieres hat. Ich bin vielmehr der Ansicht, daß die Weiterentwicklung der Abkömmlinge des mittleren Keimblattes in Abhängigkeit von der weit entwickelten Keimdrüse geschieht, wofür auch die spiegelbildlichen Befunde bei hyperthyreotischen Tieren sprechen, bei denen die Entwicklung der Keimdrüse und des ganzen Bewegungsapparates später zurückbleibt.

Die makroskopischen und histologischen Befunde an hyperthyreotischen Anurenlarven, denen ich arteigene und artfremde Schilddrüse implantierte, verhalten sich zu den Befunden beim thyreopriven Tier wie die Form zum Abguß. Die einen sind das Negativ der andern. Sie verleihen überhaupt erst den Befunden bei diesem Tiere Bedeutung. Ohne sie könnte man einwenden, daß es sich bei den Befunden von F_{25} um »zufällige« Befunde an einem Einzeltiere handele. Gegen diesen an und für sich berechtigten Einwand sprechen die Befunde an Serien von hyperthyreotischen Larven, die wir jetzt zu besprechen haben.

Die Implantationsversuche habe ich schon im Sommer 1920 angestellt und über einige Befunde in einer vorläufigen Mitteilung in dem ersten Jahrgang der klinischen Wochenschrift, Nr. 18, 1922, kurz berichtet. Die Versuche wurden an *Bombinator*-Larven angestellt, in mehreren Versuchsserien. Die erste Serie umfaßt die Implantation arteigener Schilddrüse (e-Serie), die zweite Serie die Einpflanzung von arteigenem Brunsthoden (c-Serie), die dritte Serie die Einpflanzung von Rinderschilddrüsenstückchen in Unkenlarven (g-Serie), die vierte Serie die Einpflanzung von menschlicher Schilddrüse (h_{cl} -Serie) und von Basedowstruma (h_f -Serie). Die Durchschnittsmaße der Tiere bei Versuchsbeginn und während der Versuche sind aus den beigefügten Maßtabellen zu sehen. Soweit sie nicht in Serien geschnitten wurden, habe ich sämtliche Versuchstiere unter der Präparierlupe untersucht. Es folge ein kurzer Auszug aus den Versuchsprotokollen.

1. Implantation arteigener Thyreoidea (e-Serie).

Nach Anstellung von Vorversuchen pflanzte ich am 6. VIII. 20 acht gleich großen und gleich weit entwickelten *Bombinator*-Larven (Maße siehe Tabelle I) je eine der beiden lateralen Schilddrüsen eines erwachsenen *Bombinator* rechtsseitig unter die Rückenhaut, wobei ich die Tiere in Chloroformwassernarkose hielt. Die erwachsenen Entnahmetiere wurden ebenfalls narkotisiert. Nach vorsichtiger Freilegung des Zungenbeines exstirpierte ich den Entnahmetieren den unteren medialen Zungenbeinfortsatz mitsamt der angelagerten Thyreoidea und den Enden

Tabelle I. Maßtabelle der c- und e-Tiere in mm.

| Tierbezeichnung | Gr. Körperlänge | Schwanzlänge | Körperbreite | Anmerkung |
|---|-----------------|---|--------------|--|
| <i>Bombinator</i> -Larven der c- u. e-Tiere bei Versuchsbeginn 6. VIII. | 10,0 | 12,5 | 7,5 | hintere Extrem. unau. diff. (Kegel) |
| 2. Gruppe: | | | | |
| e ₈ mitten in Umwandlung fixiert | 6,0 | Stummel 5,0 | 7,0 | hint. Extrem. ausdiff. 5 mm lang |
| e ₉ in Umwandlung fixiert | 8,0 | 8,0 schmaler Flossensaum | 5,0 | hint. Extrem. ausdiff. 7 mm lang |
| e ₁₂ metam., jedoch Schwanz noch nicht reduziert | 8,0 | 8,0 schmaler, gekräuselter Flossensaum | 4,5 | v. Extrem. 6, h. 10 mm lang |
| e ₁₀ nach m fixiert | 8,0 | 2,0 kurzer Stummel | 4,0 | v. Extrem. 5, h. 8,5 mm lang, von den in Serien geschnittenen Tieren e ₇ und e ₁₁ sowie von e ₁₃ und e ₁₄ keine Maße angegeben |
| Kontrolle: | 10,0 | 13,0 | 6,0 | Kontrollen am Versuchsende noch rein larval, daspäte Jahreszeit, kalte Witterung und letzter Laich |
| Ebenso c-Tiere (Hodenimpl.) Durchschnitt | 11 | 14,5 | 6,5 | aus denselben Gründen nicht weiter entwickelt. |

der in dieser Gegend ansetzenden Muskeln. Die mitentfernten Knorpel- und Muskelstückchen waren sehr klein und dienten zum Anfassen der Implantate bei der Übertragung, um dabei die Schilddrüse sicher zu schonen. Die Operationswunden der erwachsenen Entnahmeunken werden sorgfältig mit Haaren zugenäht und die Tiere in einem großen Aquarium gehalten. Sie sind zunächst sehr munter, gehen aber alle in den nächsten 3 Wochen unter Ausbildung eines Ödems zugrunde¹⁾.

¹⁾ Diese Beobachtung an den thyreopriven erwachsenen Bombinatoren steht in Widerspruch mit den Befunden von Gayda nach Thyreoidektomie bei erwachsenen *Ranae*, stimmt aber nach Gayda mit den Exstirpationsergebnissen von Christiani bei Reptilien überein.

Die Wunden der Implantationslarven (e_7 — e_{14}) werden mit Haaren zugenäht. Die Tiere werden unter möglichst optimalen und gleichmäßigen äußeren und Fütterungsbedingungen gehalten, wie ich es 1921 in meiner ersten Mitteilung in eben diesem Archiv beschrieben habe. Ebenso die Kontrollen. Bei dem Entnahmetier für e_{13} und e_{14} hatte ich bei der Entnahme die Schilddrüsen verfehlt. Die Tiere verhalten sich wie die Kontrollen, sie zeigen die Bedeutungslosigkeit der Einpflanzung von Knorpel- und Muskelgewebe und scheiden für die Beurteilung aus. Die übrigen Versuchstiere e_7 — e_{12} zeigen ein gleichmäßiges Verhalten, das in gewissem Gegensatz zu dem der Schilddrüsenfütterungstiere steht. Längere Zeit, 14 Tage lang, bis zum 20. VIII., lassen die Versuchstiere keinerlei Besonderheiten gegen-



Abb. 14. e_8 (links) und e_8 , dazwischen Kontrolltier. Millimetermaßstab rechts.

über den Kontrollen erkennen. Dann erst treten plötzlich, während die Kontrolltiere keinerlei Veränderung zeigen, die Merkmale einer beginnenden Metamorphose auf, die in den nächsten 3 Tagen rasch deutlicher werden und zu beschleunigter Umwandlung führen. Im Gegensatz zu dem gewöhnlichen Fütterungsversuch verläuft die Umwandlung zwar beschleunigt, aber nicht so atypisch und überstürzt, daß die Tiere zugrunde gehen, sondern es gelingt, die Versuchslarven bis zum vollkommenen Abschluß der Verwandlung und noch 2—3 Wochen darüber hinaus am Leben zu erhalten. Die Reihenfolge der Umwandlungsprozesse entspricht der bei der gewöhnlichen Metamorphose. Zunächst beobachtet man ein starkes Wachstum und Ausbildung der Formen an den hinteren Extremitäten. Gleichzeitig setzt die Reduktion der Schwanzlänge, Schmälerwerden der Schwanzflossensäume und Verkürzung des Kopfes ein. Der Kopf wird breit, es bilden sich

die Augenlidfalten, und die Haut wandelt sich um. Während die Umwandlungsprozesse einsetzen, ist zunächst noch der larvale Freßapparat eine ganze Zeitlang erhalten und die Darmspirale durch die Haut hindurch mit der Lupe erkennbar. Die Tiere nahmen während dieser Zeit noch Nahrung auf. Erst nachdem die Schwanz-Extremitätenveränderungen weiter fortgeschritten sind, kommt es zum Abwurf des larvalen Freßapparates, Umwandlung des Maules und des Darmes, schon äußerlich erkennbar an der Verjüngung des Leibes. Gleichzeitig erfolgt eine ziemlich starke Reduktion der Körpergröße. Abb. 14 zeigt die fixierten Tiere e_8 und e_9 während der Umwandlung, noch vor dem



Abb. 15. e_{10} in Ventralansicht. Links ein Hodenimplantationstier (e_7), rechts gleichalte Kontrolle. Vergt. wie Abb. 14. Man beachte Rumpfigröße im Verhältnis zu den Extremitäten und das „unterständige“ Maul.

Durchbruch der vorderen Extremitäten. Die Tiere gleichen makroskopisch *Bombinator*-Larven während der Metamorphose. Bezüglich der Körperproportionen und der Art der gleichzeitig ausgebildeten Merkmale scheinen sie bei makroskopischer Betrachtung harmonisch entwickelt zu sein. Die histologische Untersuchung von e_7 (Serie m) und die Lupenbeobachtung von e_8 und e_9 zeigt aber, daß doch bedeutende Harmoniestörungen gegenüber der normalen Umwandlung vorhanden sind. Anfang September vollenden e_{10} , e_{11} und e_{12} die Metamorphose, indem die vorderen Extremitäten durchbrechen, der Schwanz reduziert wird und die Tiere an Land gehen. Diese ausmetamorphosierten Versuchstiere mit arteigenen Schilddrüsenimplantaten zeichnen sich schon makroskopisch durch Störung ihrer Größen- und Proportionsverhält-

nisse aus (vgl. Abb. 15). Im ganzen sind sie abnorm klein¹⁾. Rumpf und Kopf sind relativ sehr groß für die kleinen, grazilen, verkrümmten Extremitäten, mit denen sie nur unbeholfen kleine Sprünge ausführen können. Während also die Extremitäten zu Beginn der Umwandlungsprozesse bei den Versuchstieren in Wachstum und Ausdifferenzierung voran sind, bleibt das Wachstum und teilweise auch die Differenzierung bei den weiteren Vorgängen zurück. Am Körper selbst ist der Kopf wiederum viel zu groß im Verhältnis zum Rumpf. Die Augen stehen stark hervor und geben den Tieren ein »basedowähnliches Aussehen« (*Romeis*). Das Maul sitzt unterständig an der Ventralseite und nicht am vorderen Körperpol. Es ist vollständig zu einem Froschmaul umgewandelt. Die Färbung der Tiere ist die der fertigen Unke. Schon makroskopisch fällt der außerordentliche Drüsenreichtum der Haut, besonders am Kopf und an der Dorsalseite des Rumpfes und den dorso-lateralen Seiten der Extremitäten, auf. Durch Stopfen mit Blattläusen gelingt es, die ausmetamorphosierten Versuchstiere 8—14 Tage am Leben zu erhalten. Dann werden die Tiere, deren Zwerghaftigkeit besonders auffällt, und deren gestörte Proportionsverhältnisse den Tieren ein groteskes Aussehen verleihen, matt und werden für die histologische Nachuntersuchung fixiert. Die Schnittserienuntersuchung von e₁₁ (Serie 11) und die Untersuchung der übrigen Tiere unter der Braus-Drüner-Lupe zeigt, daß sich nicht nur atypische Proportionsverhältnisse finden, sondern daß auch eine verschieden weite Entwicklung der Gewebe und Organe vorhanden ist. Entsprechend der vorgerückten Jahreszeit sind die Kontrollen zunächst noch gewachsen. Später ist ein Entwicklungsstillstand aufgetreten. Sie werden noch als vollständige Larven zusammen mit den ausmetamorphosierten Implantations-tieren nach Ablauf der Versuchsperiode fixiert.

2. Implantation von arteigenem Brunsthoden (c-Serie).

Anfang Juli und August desselben Jahres wurde bei je einer Gruppe von 6 bzw. 8 *Bombinator*-Larven auf der Höhe ihrer larvalen Entwicklung von 18 bzw. 22 mm Gesamtlänge je ein Stückchen Brunsthoden eines *Bombinator*-Männchens rechts unter die Rückenhaut kranial von der Schwanzwurzel eingepflanzt. Bei der ersten Gruppe, bei der das eingepflanzte Stück nicht besonders klein gewählt wurde, erweist sich die implantierte Hodensubstanz als stark toxisch. In den ersten 3 Wochen nach der Operation gehen fünf von den sechs Versuchs-

¹⁾ Eine statistisch-histologische Untersuchung über den Zusammenhang von Zwergwuchs und inkretorischem System, vor allem der Schilddrüse, hat Fräulein *Margarete Meißner*, anatom. Institut Heidelberg, auf meine Anregung durch vergleichsweise Bearbeitung von Zwerghunden und normal großen Hunden derselben Rasse unternommen.

tieren zugrunde. Das sechste Versuchstier, bei dem das Implantat zunächst längere Zeit durch die Rückenhaut durchschimmerte, verwandelt sich einige Tage vor seiner Kontrolle, nachdem es während seiner Larvenzeit weder durch Größe noch Färbung oder durch Entwicklungsbesonderheiten gegenüber dem Kontrolltier aufgefallen war. Bei den acht Tieren der zweiten Gruppe wird das Implantat möglichst klein gewählt, so daß es an Größe ungefähr einer Unkenschilddrüse entspricht (1 mm im Kubus). Von diesen Versuchstieren stirbt eines einige Tage nach der Operation, wohingegen die übrigen Tiere sich während der achtwöchigen Versuchszeit in keiner Weise von den



Abb. 16. c (Hodenimplantationstier mit freipräpariertem Implantat. Vergr. $3\frac{2}{3}\times$).

Kontrolltieren unterscheiden (Abb. 16). Nach dieser Beobachtungszeit werden die Tiere gleichzeitig mit den Kontrollen fixiert (Maße vgl. Tabelle I). Die vorgerückte Jahreszeit und auch der Umstand, daß die Tiere von spätem Laich stammen, haben bewirkt, daß innerhalb der Versuchsfrist weder Versuchsnach Kontrolltiere die Metamorphose vollenden. Die histologische Schnittserienuntersuchung von c₇ (Serie 7) bestätigt, daß sich die Tiere in keiner Weise von den Kontrollen (Schnittserie n) unterscheiden. So bestätigt dieser Versuch das negative Ergebnis von Hodenfütterungsversuchen Gubernatschs an Anurenlarven. Auf dem larvalen Entwicklungsstadium zur Zeit der Operation sind die Keimdrüsen zwar schon angelegt, aber noch nicht in bestimmter Richtung ausdifferenziert. Zu dieser Zeit sind die Gewebe des Tieres noch nicht fähig, auf den durch die Hodenimplantation gesetzten Reiz anzusprechen. Es liegt nahe, daraus den Schluß abzuleiten, daß zu bestimmten Zeiten der Morphogenese nur bestimmte inkretorische Drüsen für die Bildungsvorgänge von Bedeutung sind, worauf ich schon auf Grund anderer Befunde in meiner ersten Mitteilung in diesem Archiv hingewiesen habe. Auch Babak hat sich in ähnlichem Sinne geäußert.

3. Einpflanzung von Rinderschilddrüse in Bombinatorlarven (g-Serie).

Als es sich Ende August 1920 herausstellte, daß die Einpflanzung arteigener Schilddrüse bei *Bombinator*-Larven gut gelingt und eine beschleunigte, atypisch verlaufende Metamorphose und Entstehung von Zwergtieren zur Folge hat, habe ich trotz der vorgeschrittenen Jahreszeit,

da mir noch Versuchstiere zur Verfügung standen, die vergleichsweise Implantation von Rinderthyreoidea (g-Serie) und von menschlicher, normaler Schilddrüse (h_g-Serie) sowie Basedowstruma (h₅-Serie) ausgeführt. Ich pflanzte Schilddrüsenstückchen eines eben geschlachteten 1½-jährigen Farren unter die Rückenhaut voll entwickelter *Bombinator*-Larven. Die Stückgröße suchte ich möglichst der von einem arteigenen Thyreoidea-implantat anzupassen, indem ich Würfel von möglichst 1 mm Kantenlänge einpflanzte. Ich zielte darauf ab, Wirkungsunterschiede in bezug auf die Morphogenese festzustellen. Wie bei den Versuchstieren mit arteigenen Einpflanzungen wurden die Operations-



Abb. 17. g₁ und g₂ (Rinderthyr, implantiert) mit gleichalter Kontrolle in der Mitte. Gestörte Proportionen. Ödembildung. Vergr. vgl. Millimetermaßstab rechts.

wunden durch Haarnähte geschlossen. Die Implantate heilten reaktionslos ein. Im Gegensatz zu den Schilddrüsenfütterungstieren, bei denen besonders bei etwas höherer Dosierung die Wirkung sehr rasch in Erscheinung tritt, dauerte es bei den Versuchstieren 8 Tage, ehe Besonderheiten zu bemerken waren. Dann aber setzten sehr starke Veränderungen ein. Die Tiere begannen eine sehr überstürzte und atypisch verlaufende Metamorphose. Ich konnte keines der Versuchstiere bis zum völligen Abschluß der Umwandlungsprozesse am Leben erhalten. Besonders auffällig war die sehr starke Reduktion der Körpergröße und die rasch auftretende starke Störung der Körperproportionen und Ödembildung. Ihnen gegenüber traten die gewöhnlich vorhergehenden Wachstums- und Differenzierungsvorgänge an den hinteren Extremitäten vollkommen zurück (Abb. 17). Die Erscheinungen

verliefen sehr stürmisch, die Umwandlung des Maules, der rasche Abwurf des Kieferapparates und die starke Verjüngung des Leibes sowie Rückbildung des Schwanzes ließen mißbildete Formen entstehen. Die vorderen Extremitäten blieben unter dem Operculum verborgen. Die Haut ähnelt in Farbe und Giftdrüsenreichtum der bei ausmetamorphosierten Unken. Die Körperproportionen sind gestört. Der Rumpf trägt einen verhältnismäßig viel zu großen Kopf mit weit vorspringenden Augen und breitem Maul mit stark ausgebogenem Unterkiefer und offen freiliegender großer Zunge. Der Rumpf verjüngt sich nach dem Schwanzende hin sehr stark und zeigt Keil- oder »Flaggenwimpel«-Form. Bei einigen Tieren hat der Leib Hantelform. Die hinteren Extremitäten sind sehr klein, das Ödem an der Ventralseite des Rumpfes und der Oberschenkel ist sehr stark. Spontane Blutergüsse unter der Haut habe ich hier beobachtet. Nur einmal sah ich den Durchbruch einer vorderen Extremität, die sowohl nach Größe wie Differenzierung »nicht fertig« war. Die Tiere wurden nach anfänglicher Übererregbarkeit sehr matt und wurden zusammen mit den Kontrollen, die noch völlige Larvenform zeigten, Mitte September

Tabelle II. g-Tiere (Rinderthyr. impl.). Maßtabelle in mm.

| Tierbezeichnung | Körperlänge | Schwanzlänge | Körperbreite | Anmerkungen |
|---|-------------------|---|--------------|--|
| Rinderimplant. Tiere bei Versuchsbeginn 26. VIII. | Gesamtlänge 25 mm | — | — | Larven. Hintere Extrem., unausdifferenz. Kegel |
| Versuchsabschluß 10. X. g ₂ | 9,0 | 7,5 »Stummel«, ganz schmale Flossensaumreste | 6,0 | während überstürzter und disharmon. Metam. fixiert |
| g ₃ | 8,0 | 4,5 »Stummel« mit Flossensaumresten | 5,0 | dass. |
| g ₁ | 6,0 | 3,0 sehr kleiner Stummel | 4,5 | dass. |
| g-Kontrollen bei Versuchsabschluß | 11,5 | 13,5 | 7,5 | Larven |

fixiert (vgl. Tabelle II). Die histologische Nachuntersuchung (Serie c von g₁) zeigt, daß auch in der histologischen Schnittserie die Ungleichheit der Differenzierung der einzelnen Gewebe und Organe des Tieres sehr auffällig ist. Ich hatte zunächst bei Beginn der Ver-

änderungen den Verdacht gehabt, daß die Unterschiede gegenüber den Versuchstieren mit arteigenen Implantaten eventuell durch eine qualitativ andere Wirkung der artfremden Schilddrüsen-Transplantate bedingt seien. Die Serienuntersuchung zeigt aber, daß eine qualitativ andere Wirkung nicht notwendig anzunehmen ist.

Wie zu erwarten, wird das artfremde Implantat (was aus dem histologischen Bild hervorgeht) sehr viel schneller zerstört und resorbiert, wie das arteigene, so daß die Versuchstiere in der Zeiteinheit viel mehr abgebaute wirksame Schilddrüsen-substanz zugeführt er-



Abb. 18. *Fusca*-Larve, die nur 24 Stunden Thyreoidea zu fressen erhielt. Überstürzte Metamorphose. Proportionsverhältnisse wenig und parallel Abb. 15 u. 16 gestört. Vergr. 6 \times .



Abb. 19. *Fusca*-Larve, die 8 Tage mit Rinderthyreoidea gefüttert wurde. (X1, 20.) Vergr. 6 \times . Körperproportionen stark gestört (Maul, Kopf: Rumpf, Extremitäten). Ödem an Ventralseite.

halten. Es spielt also offenbar die Quantität der den tierischen Geweben zugeführten Schilddrüsen-substanz eine Hauptrolle. Die Tiere mit arteigenen Schilddrüsen-einpflanzungen ähneln weitgehend Schilddrüsen-fütterungstieren, die wenig und nur kurze Zeit Thyreoidea zu fressen bekommen (vgl. Abb. 18 mit Abb. 14 u. 15). Demgegenüber entspricht die atypische Metamorphose und starke Reduktion von Körper- und Schwanzgröße bei den Tieren mit artfremden Schilddrüsen-einpflanzungen den Vorgängen bei stark und lange mit Schilddrüsen-substanz gefütterten Tieren (vgl. Abb. 19 mit Abb. 17 und den Bildern und Befunden der Romeisschen Arbeiten). So bleibt es bedeutungsvoll, daß einerseits art-

eigene wie artfremde Schilddrüsenimplantation die Morphogenese bei anuren Larven prinzipiell ähnlich beeinflußt, und daß andererseits die Resultate den Erfolgen der Fütterungsversuche vergleichbar sind.

4. Implantation von menschlicher Schilddrüse (h_α -Serie) und Basedowstruma (h_β -Serie).

Je drei *Bombinator*-Larven (Maße vgl. Tabelle III und IV) werden Stückchen menschlicher Schilddrüse und Basedowstruma von möglichst 1 cbmm Größe unter die Rückenhaut gebracht. Die menschliche Schilddrüse stammt von einem 54-jährigen, 12 Stunden vorher verstorbenen Mann, die Basedowstruma war 2 Stunden vorher in der chirurgischen Klinik einer 50-jährigen Frau entfernt worden. Wie art-eigene und Rinderschilddrüsen heilen auch diese Implantate glatt ein und haben eine prinzipiell ähnliche Wirkung, nämlich Metamorphosebeschleunigung bei gleichzeitiger Wachstumshemmung. Dabei verhalten sich beide Gruppen untereinander und auch gegenüber den übrigen Schilddrüsenimplantationstieren verschieden. Bei den h_α -Tieren treten die Merkmale einer atypisch verlaufenden, nicht bis zum Ende durchführbaren Metamorphose schon sehr früh auf. Vom vierten Tage nach der Operation ab beginnen die Veränderungen mit beschleunigtem Wachstum und Differenzierung der hinteren Extremitäten. Diese Vorgänge kommen aber nach einiger Zeit zum Stillstand, und wie bei den Rinderschilddrüsenimplantationstieren beherrschen Rückbildung des Schwanzes, Schrumpfung des Körpers, Abwerfen des larvalen Freßapparates und Verjüngung des Leibes das Bild, so daß die Tiere den g -Tieren ähnlich sind. Wie dort kommt es nicht zur Vollendung der Metamorphose. Die Schädigungen sind so stark, daß noch vor vollständiger Rückbildung des Schwanzes und Hervorbrechen der vorderen Extremitäten die Tiere fixiert werden müssen, um sie der histologischen Untersuchung zu erhalten (vgl. Tabelle III). Im Gegensatz zu den h_α -Tieren treten bei den Unkenlarven mit Implantaten von Basedowstruma (h_β -Serie) die Veränderungen erst nach sehr langer Zeit auf und verlaufen nicht so rasch wie dort. Dabei treten Wachstum und Entwicklung der hinteren Extremitäten und Breiterwerden des Kopfes besonders hervor. Der Schwanzflossensaum verschmälert sich auch. Doch wird die Schwanzlänge nicht so stark verkürzt wie bei den h_α - und g -Tieren. Der Leib verjüngt sich nicht so stark, und die Untersuchung unter der Präparierlupe läßt keine stärkere Verkürzung der Darmspirale erkennen (vgl. Tabelle III und IV). Am 15. X. werden die Versuche abgeschlossen und die Versuchstiere der h_β -Serie, die *Bombinator*-Larven im Beginn der Metamorphose gleichen, fixiert. Die schwächere Wirkung der Implantation von Basedowstruma stimmt überein mit den Versuchsergebnissen von *Abelin*

Tabelle III. h_{θ} -Tiere. Maßtabelle in mm.

| Tierbezeichnung | Körper- länge | Schwanzlänge | Körper- breite | Anmerkungen |
|--|------------------|--|-------------------|------------------------------------|
| Versuchs- und Kontrolltiere bei Versuchsbeginn 13. IX. | 13,0 | 13,5 | — | Larven. Hintere Extremität »Kegel« |
| Versuchstier, lebend gemessen 18. IX. | 12,5 | 15,0 | 6,5 | |
| Lebendmaße 24. IX. | 9,0 | 6,0 | 6,0 | Umwandlung beginnt |
| $h_{\theta 1}$ (fixiert nach Versuchsablauf) 6. X. | 7,0 | 6,0 (Stummel mit schmalem Flossensaum) | 5,0 | |
| $h_{\theta 2}$ | 8,0 | 5,0 (Stummel mit schmalem Flossensaum) | 5,0 | Hintere Extremität, 3,5 mm. |
| Kontrollen (fixiert nach Versuchsablauf) | 9,0 | 10,0 | 5,0 | Larvenform. |

 Tabelle IV. h_{γ} -Tiere. Maßtabelle in mm.

| Tierbezeichnung | Körper- länge | Schwanzlänge | Körper- breite | Anmerkungen |
|--|------------------|-----------------------------|-------------------|--|
| Versuchs- und Kontrolltiere bei Versuchsbeginn 13. IX. | 13,0 | 13,5 | — | Larven. Hintere Extremitäten »Kegel« |
| Versuchstiere. Lebendmessung 24. IX. | 10,5 | 15,0 | — | |
| Versuchstiere fixiert nach Versuchsabl. 15. X. | 8,0 | 7,0 (schmaler Flossensaum) | 5,5 | Veränderungen schwächer als bei übrigen Thyr. impl. Tieren |
| $h_{\gamma 1}$ | | | | |
| $h_{\gamma 2}$ | 8,0 | 10,0 (schmaler Flossensaum) | 5,5 | |
| Kontrollen nach Versuchsabschluß | 12,0 | 15,0 | 7,0 | Larvenformen |

und Wegelin, die bei Fütterungsversuchen feststellten, daß kolloidarme Strumen bei der Fütterung an Froschlarven schwächere Wirkung zeigen als kolloidreiche. Von den h_a - und h_β -Tieren wird je ein Tier in eine Querschnittserie zerlegt (h_a 1-Serie 2, h_β 1-Serie 1). Die übrigen Tiere werden unter der Braus-Drüner-Lupe untersucht. Die ebenfalls fixierten Kontrollen zeigen noch alle larvalen Merkmale. Die ausführlichen Präparierlupenbefunde der nicht in Querschnittserien zerlegten hyperthyreotischen Versuchstiere gebe ich nicht in extenso wieder. Sie bestätigen die jeweiligen histologischen Befunde der Versuchstiergruppe, zu der sie gehören. Nur soweit Besonderheiten auftreten, werde ich sie erwähnen.

Die mikroskopische Untersuchung hyperthyreotischer, in lückenlose Querschnittserien zerlegter Versuchstiere der einzelnen Gruppen zeigt wieder, wie stark die Gewebe und Organe der Versuchstiere in ihrem



Abb. 20. Rückenhaut von e₁. Relative Größe von Gehirn und Auge im Verhältnis zum Querschnitt des Kopfes. Vielschichtige Epidermis und zahlreiche seröse Hautdrüsen. Ausdifferenziertes, dünnes Corium. Vergr. 58 \times . (Die Kerngrenzen in der Epidermis sind nach dem Präparat verstärkt.)

Entwicklungszustand untereinander differieren. So zeigt sich bei der Haut der hyperthyreotischen Tiere bei genügend langer Dauer der Versuchszeit eine außerordentlich weitgehende Vermehrung der Zellschichten der Epidermis. Ferner ist die Haut sehr drüsenreich. Fast alle gebildeten Drüsen sind seröse Drüsen, stellen also den Endentwicklungszustand der Amphibienhautdrüsen dar. Im Gegensatz zu den epithelialen Bildungen der Haut sind die mesodermalen Elemente des Coriums außerordentlich zart. Sie treten an Quantität sehr stark zurück. So findet sich um die Drüsen herum nur spärliches Bindegewebe und glatte Muskulatur, und die basalen Lagen, wie auch das Stratum spongiosum des Coriums sind sehr dünn (vgl. Abb. 20 und im Gegensatz dazu das histologische Bild der dorsalen Kopfhaut bei einer Kontrolle Abb. 21). In und unter der Haut finden sich sehr reichlich

Pigmentzellen. Ihr reichliches Vorkommen bei gleichzeitiger Vermehrung und vorgeschrittener Differenzierung aller ektodermalen Elemente der Haut stützt die Annahme, daß die Pigmentzellen hier ektodermaler Herkunft sind. Die einzelnen Provinzen der Haut sind nicht gleichmäßig weit entwickelt. Entsprechend den gewöhnlichen Verhältnissen ist die Differenzierung der Haut an den Stellen des tierischen Körpers voraus, wo sie auch sonst zuerst und am stärksten bemerkbar wird. So ist z. B. der Drüsenreichtum und die Vielschichtigkeit der Epidermis am ausgesprochensten in der Dorsalhäut, vor allen Dingen des Kopfes, ferner an dem lateralen Umfang der vorderen Extremitäten, und auch an den Beuge- und Innenseiten der Oberschenkel. Demgegenüber können andere Gegenden, wie z. B. der Unterbauch, noch fast larvale Hautverhältnisse mit der Anlage zahlreicher Drüsenknospen zeigen. Es macht so den Eindruck, als wenn durch die überstürzten Umbildungsvorgänge bei den hyperthyreotischen Tieren Differen-

zen im Entwicklungszustand der einzelnen Provinzen eines und desselben Organes, der Haut, noch stärker hervortreten als bei den normalen Entwicklungsvorgängen. Vielleicht bietet sich so die Möglichkeit, »Differenzierungsgefälle« im Sinne *c. Ubischs* auch im späteren Larvenleben innerhalb eines Organ-

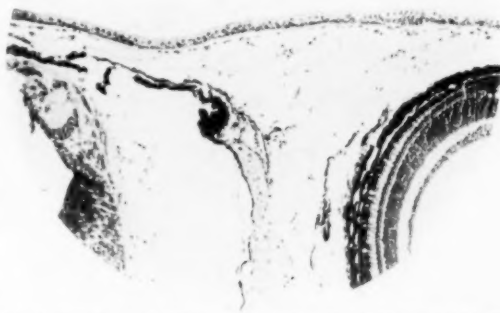


Abb. 21. Kopfquerschnitt einer gleichalten Kontrolle zu e; (Abb. 22). Andres Größenverhältnis Gehirn, Auge zu Kopf. Larvale Epidermis und larvales Corium. Hautdrüsen noch nicht gebildet. Vergr. 58 \times .

systems durch Hyperthyreose der Versuchstiere bemerkbar und der Untersuchung zugänglicher zu machen. Wenn die Versuchsdauer nicht bis zum Abschluß der Metamorphose ging, wie z. B. bei den Tieren mit eingepflanzter Rinder- und menschlicher Schilddrüse, so sind die Veränderungen der Haut noch nicht so stark, daß die weitest entwickelten Stellen schon den Befunden nach der Vollendung der Metamorphose entsprechen. Sie bieten Bilder, wie man sie gewöhnlich bei Beginn der Umwandlung sieht. Die Epidermis zeigt lebhaftige Zellteilung und enthält viele Drüsenknospen. Die vorerwähnten Stellen erst späterer Differenzierung der Haut zeigen noch rein larvale Verhältnisse.

Der passive und aktive Bewegungsapparat der Tiere mit implantierter Schilddrüse entspricht in seinem Entwicklungszustand auch bei Tieren, die makroskopisch den Abschluß der Metamorphose erreichten (e_{10} — e_{12}), nicht den Verhältnissen beim gewöhnlich ausmetamorpho-

sierten Tier. Zwar ist das Stützgerüst bis in die Zehen hinein ausgebildet, jedoch ist die Knochenbildung, besonders der peripheren Teile, nicht so weit wie bei den Kontrollen; die perichondral gebildeten Knochenschalen sind dünner, an manchen Stellen, z. B. den Oberarmknochen, hat die enchondrale Verknöcherung noch nicht angefangen. Die Muskulatur ist meistens fertig und zeigt, typisch ausgebildet, quergestreifte Muskelfasern. Im Bereich der Vorderarme und Unterschenkel finden sich zum Teil noch Muskelblasteme. Besonders deutlich und auffällig gegenüber der anfänglichen Wachstums- und Ausbildungsbe-

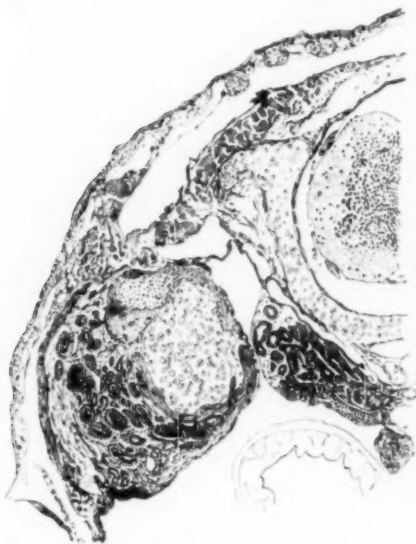


Abb. 22. Arteignes Thyreoidea-implantat von en. Zahlreiche Follikel mit ihrem Epithel gut erhalten, ebenso die mitüberpflanzten Bindegewebssubstanzen. Vergr. 25 %.

schleunigung der Extremitäten bei allen hyperthyreotischen Versuchstieren ist dieses spätere Zurückbleiben der Entwicklung an den Extremitäten der stark hyperthyreotischen Tiere mit

Rinderschilddrüsenimplantaten zu beobachten. Während bei diesen Tieren als eines der ersten auffälligen Symptome des Experimentes die hinteren Extremitäten zunächst stark heranwachsen, bleiben sie später in der Entwicklung vollkommen zurück. Sie weisen gerade die ersten Anfänge von Knochenbildung an Oberschenkel und Oberarm auf, während der übrige Stützapparat noch vollkommen aus Knorpel oder Vorknorpel besteht. Bis auf die Muskeln des Schulter- und Beckengürtels ist

die übrige Muskulatur der Extremitäten noch blastematös. Es ist auffällig, daß dieses Zurückbleiben in der Entwicklung bei den Extremitäten nach anfänglicher Wachstumssteigerung, wie es *Romeis* auch bei seinen schilddrüsengefütterten Tieren bei bestimmter Versuchsanordnung beobachtet und beschrieben hat, parallel geht mit einem Zurückbleiben der Entwicklung der Keimdrüsen, wohingegen bei den vollkommen athyreotischen Tieren den weit entwickelten Keimdrüsen ein wohl ausdifferenzierter Bewegungsapparat entspricht. Auch das Schädel skelett und die Wirbel der Tiere mit implantierten Schilddrüsen sind bei den e-Tieren (arteigene Schilddrüse) nicht so weit entwickelt wie bei ausmetamorphosierten Kontrollen. Soweit Knochenbildung beobachtet wird, entspricht sie den Verhältnissen normaler Tiere im Beginn der Metamorphose.

Bei den endokrinen Drüsen interessiert vor allem der Erhaltungszustand der Thyreoidea-implantate. Bei den Tieren mit arteigener Schilddrüsenimplantation zeigen sich die transplantierten Stückchen histologisch wohl erhalten. Die Follikelepithelzellen unterscheiden sich in nichts von denen normaler Schilddrüsen. Die Drüsenschläuche selbst sind mit durch Pikrofuchsin leuchtend rot tingierter Kolloidsubstanz gefüllt. Auch in den Fällen, wo das Implantat im ganzen in den Randzonen stärkeres Einwachsen von Zellen des Wirtes erkennen läßt, sind mindestens noch einige

Follikelschläuche vollkommen erhalten. Auch die übrigen mitüberpflanzten Gewebe, wie Knorpel, Bindegewebe und Muskulatur, sind histologisch wohl erhalten, die Knorpelgrundsubstanz meistens normal auffärbbar. So ist histologisch das Resultat der arteigenen Schilddrüsenimplantationen als außerordentlich günstig zu bezeichnen. Man kann infolgedessen annehmen, daß bei den Tieren der e-Gruppe (arteigene Schilddrüsenimplantation) die Herstellung einer wahren Hyperthyreose erreicht ist (vgl. Abb. 22). Gegenüber diesen Befunden



Abb. 23. Implantierte Rinderthyreoidea bei g₁. Völlige Auflösung und Untergang des transplantierten Gewebstückes. Vergr. 20×.

bei den arteigenen Implantationstieren ist der Erhaltungszustand der artfremden Implantate ein denkbar schlechter. Die eingepflanzten Menschen- und Rinderschilddrüsenstückchen gleichen großen Trümmerhaufen. In dem eingepflanzten Gewebe sind die Zellen, besonders die Schilddrüsenepithelzellen, zugrunde gegangen. Bindegewebsstränge umschließen die Follikelhohlräume, die von metachromatischen Kolloidmassen ungleichmäßig ausgefüllt sind. Von der Peripherie her wandern zahlreiche Wirtszellen ein (vgl. Abb. 23). So sind die artfremden Drüsenimplantate schnell und vollständig zugrunde gegangen. Da die Versuchszeit, vor allen Dingen bei den Rinderschilddrüsentieren, die nicht bis zum Ende der Metamor-

phose am Leben zu erhalten waren, eine kürzere ist, so erhellt daraus, daß bei diesen Tieren in der Zeiteinheit eine größere Menge von Schilddrüsensubstanz dem tierischen Organismus aus den in der Auflösung begriffenen Implantaten zugeführt wird. So liegt die Annahme nahe, die Differenzen der Schilddrüsenimplantationsversuche bei arteigener und artfremder Schilddrüsenzufuhr auf eine stärkere Abgabe wirksamer Substanzen bei den Tieren mit artfremden Einpflanzungen zurückzuführen. Die arteigenen Schilddrüsen der Versuchstiere sind auffällig durch die im Verhältnis zu den Kontrollen geringere Anzahl von Follikeln im Querschnitt, ferner durch das niedrige Epithel und die stärkere Auffärbbarkeit der Kolloidsubstanz mit Pikrofuchsin, Resultate, die mit den histologischen Befunden bei den Fütterungsexperimenten von *Romeis* übereinstimmen. Während die arteigenen Schilddrüsenimplantate auch histologisch das völlige Gelingen der Transplantation zeigen, sind die überpflanzten arteigenen Hodenstückchen zugrunde gegangen. Von den Keimzellen und ihren Vorstufen ist nichts mehr wahrzunehmen. Bindegewebe deutet die Form der Spermatocysten an. So zeigt schon das histologische Bild an, daß der arteigene Brunsthoden für den larvalen Organismus einen Fremdkörper darstellt, der nicht wie die arteigene Schilddrüse unter Erhaltung seiner histologischen Bausteine einheilt, sondern abgebaut und durch Bindegewebe ersetzt wird. Trotzdem durch diese Abbauprozesse die Stoffe des im Abbau begriffenen Hodens in dem Larvenorganismus verteilt werden, haben sie doch keinen Einfluß auf Wachstum und Ausdifferenzierung. So wird durch diese Experimente besonders deutlich gezeigt, wie zu gewissen Zeiten der Ontogenese nur bestimmte inkretorische Drüsen Bedeutung für Wachstum und Ausdifferenzierung der Form besitzen.

Im Gegensatz zu zahlreichen anderen Organen sind die Keimdrüsen der hyperthyreotischen Tiere auch bei den Versuchslarven, die bis über die Metamorphose hinaus am Leben blieben, weit in der Entwicklung zurück. Sie zeigen Bilder eines noch vollkommen indifferenten Entwicklungszustandes, wie sie sich bei den gleichalten Kontrolllarven finden. Wo eine Entwicklung in bestimmter Richtung schon zu erkennen ist, handelt es sich durchweg um ganz junge Stadien von Hodenbildung, wobei ich mich auf die Versuchsergebnisse und die Abbildungen der *Witschischen* Arbeiten stütze. Die Thymusdrüsen zeichnen sich nicht durch Größenunterschiede gegenüber den Kontrollen aus. Ihr Entwicklungszustand ist ziemlich weit und entspricht bei den Tieren, die die Metamorphose abgeschlossen haben, dem bei ausmetamorphosierten Kontrollen. Die Hypophyse und Epiphyse wie auch die Epithelkörperchen zeigen keine Größendifferenzen gegenüber den Kontrollen. Auch in ihrer Differenzierung bieten sie keine Besonderheiten. Diese Übereinstimmung in Bau und Größe der übrigen

inkretorischen Drüsen der hyperthyreotischen Tiere mit denen der Kontrollen macht es wahrscheinlich, daß die beobachteten Besonderheiten an den anderen Organen durch direkte Beeinflussung des tierischen Organismus von seiten der eingepflanzten Schilddrüse zustande kommen und nicht über den Umweg durch die anderen inkretorischen Drüsen (vgl. Tab. VII). Gehirn und Rückenmark der hyperthyreotischen Tiere sind in vielem außerordentlich auffällig. Zunächst zeigt sich bei allen Tieren eine Inkongruenz der Weite des Schädelraumes und der Größe des Gehirns. Das Gehirn ist relativ zu groß und liegt der Kapselwandung eng an. Sein Querschnittsbild ist ausgezeichnet durch eine außerordentlich starke Häufung von Nervenzellkernen mit zahlreichen Mitosen, besonders in der Umgebung der Hohlraumssysteme. Auch in den Markscheiden finden sich viele Kerne. Für dieses Mißverhältnis zwischen Schädelweite und Gehirngröße könnte man, analog den Befunden an den Extremitäten, ein Zurückbleiben der Entwicklung der Schädelkapsel verantwortlich machen. Der Zellreichtum des Gehirns in allen seinen Abschnitten weist aber

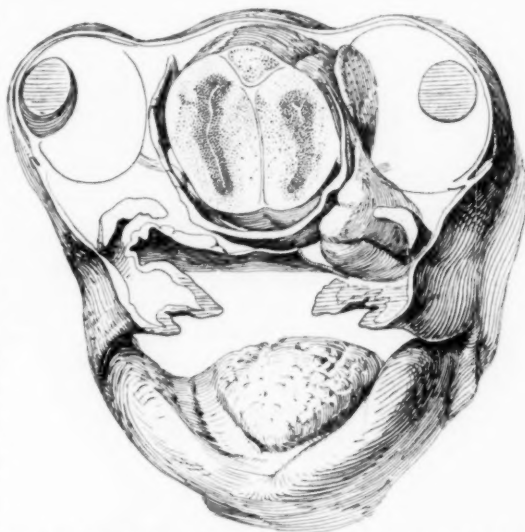


Abb. 24. Graphische Rekonstruktion der Encephalocoele bei e7. Beschreibung vgl. Text. Vergr. $12\frac{1}{2}\times$.

darauf hin, daß, wie die ektodermalen Bestandteile der Haut, außerdem auch das aus dem Ektoderm entstehende Gehirn bei den hyperthyreotischen Tieren eine starke Entwicklungsbeschleunigung erfährt, die sich in Größe und Zellreichtum äußert. So können beide Vorgänge zu der beschriebenen Größendisharmonie führen¹⁾. In einem der von mir untersuchten Fälle mit arteigenem Schilddrüsenimplantat (e7) ist es infolge dieser Differenz zwischen Schädelweite und Gehirngröße zur Ausbildung einer Encephalocoele gekommen, wie die graphische Rekonstruktion zeigt

¹⁾ Wie ich aus einem Referat in den *Springerschen* Berichten entnehme, hat jüngst ein amerikanischer Autor, *Cooksey*, ebenfalls ein Mißverhältnis von Schädelweite und Gehirngröße bei Anurenlarven beobachtet, die er mit Schilddrüse gefüttert hatte.

(Abb. 24). Sie geht von der linken Hemisphäre aus und tritt durch das Foramen pro nervo optico des linken Parabasale (*Gaupp*) vor den Sehnerven in die Augenhöhle. Dort senkt sie sich an den Augenhöhlenboden, wo der Prolaps zwischen Parabasale und Arcus subocularis des Quadratus liegt und bis an die Schleimhaut des Schlundes heranreicht. An der Bildung des Prolapses ist von der Hirnsubstanz der Nucleus basalis und Teile der Pars lateralis der linken Hemisphäre samt der umgebenden weißen Substanz beteiligt. Der Hirnprolaps hat einen mäßig dünnen Stiel. Auf mindestens $\frac{3}{4}$ seines gesamten Umfangs ist er deutlich von Dura überkleidet. Von kaudal-lateral her

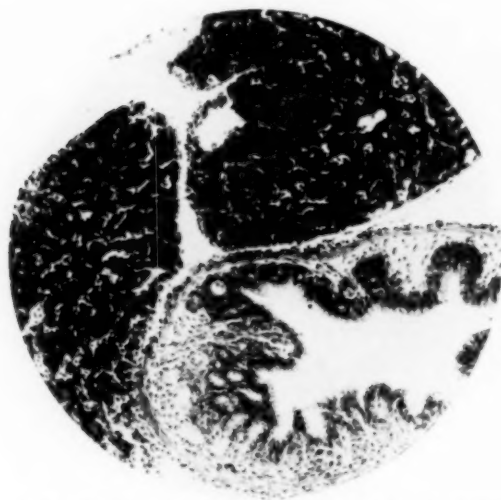


Abb. 25. Darm von *e*; in voller Umwandlung. Kleine, engverzweigte Leber mit starker inter- und intracellulärer Pigmenteinlagerung. Vergr. 83%.

zieht ein Gefäß schräg durch die basalen Teile der Encephalocele hindurch. So führt die Disharmonie im Entwicklungszustand des Schädels und des Gehirns zur Entstehung einer Mißbildung und liefert ein Beispiel, wie unter Umständen kausalgenetisch Mißbildungen, auch mit erkennbaren groben Massenverlagerungen, auf rein chemischem Wege durch Störung des inkretorischen Gleichgewichtes ausgelöst werden können, ohne daß mechanische Faktoren als primäre

Ursache anzusehen sind. Ferner ist interessant, daß diese Mißbildung formalgenetisch bei einer ziemlich weit entwickelten Larve, also spät, ausgelöst wurde.

Herz- und Gefäßsystem in ihrem Entwicklungszustande konnte ich bisher leider noch nicht ausgiebig im Vergleich mit den Kontrollen untersuchen. Die frühe Ausbildung von Ödemen bei den stärker und schneller reagierenden Tieren mit Rinder- und menschlichen Schilddrüsenimplantationen spricht aber für ein Versagen von Herz- und Gefäßsystem, zumal die Vornieren zwar vollständig rückgebildet, die Urnieren aber schon ausgebildet und groß sind, so daß für die Entstehung des Ödems der uropoetische Apparat weniger in Betracht zu kommen scheint. Diese funktionell erschlossene Insuffizienz des Kreis-

laufapparates stimmt überein mit dem Zurückbleiben der Entwicklung anderer Organe und Organteile, die mesodormaler Herkunft sind. Auch die spontanen Blutungen in dem Unterhautgewebe der Oberschenkel weisen auf eine mindere Entwicklung oder Schädigung der Gefäße hin.

Der Darmapparat der hyperthyreotischen Tiere ist entweder in voller Umwandlung begriffen, wie bei den Tieren mit Rinder- und Menschenschilddrüse, oder hat die Metamorphose abgeschlossen, wie bei den Tieren mit arteigenen Implantaten, die auch schon makroskopisch die Metamorphose hinter sich hatten. Bei allen Tieren ist der larvale Freßapparat abgeworfen worden. Meist findet sich auch eine Verkürzung des Kopfes, wie sie durch Rückbildung gewisser Schädelknorpel für die Metamorphose charakteristisch ist. In einigen Fällen bleibt diese Verkürzung aber unvollkommen, so daß das gebildete Froschmaul nicht am vorderen Körperende, sondern »unterständig« gelegen ist. Bei den Tieren, die sehr starke Veränderungen aufweisen, z. B. g-Serie mit Rinderschilddrüsenimplantaten, ist auch die Umwandlung des Unterkieferknorpels eine unvollständige und entspricht keinesfalls der

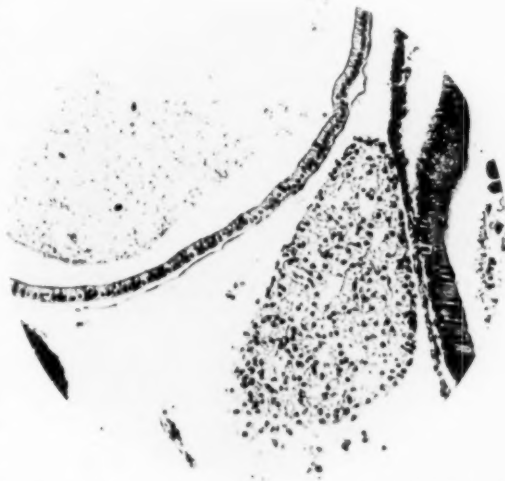


Abb. 26. Völlig larvaler Darm einer mit *g* gehaltenen Unkenlarve. Vergr. 83 \times .

Größenverminderung der im ganzen kleiner werdenden Schilddrüsentiere. So kommt es zur Ausbildung abenteuerlicher Verbiegungen des zu großen Unterkieferknorpels, die den Mundschluß erschweren oder unmöglich machen. Analoge Befunde haben *Romeis*, *Cotronei* u. a. bei Schilddrüsenfütterungstieren erhoben. Die Zunge ist groß und zeigt an der Oberfläche zahlreiche Drüsen und Papillenbildungen, denen die Ausdifferenzierung der gut entwickelten quergestreiften Muskulatur der Zunge folgt. Die Drüsen der Mundhöhle und des Schlundes sind voll entwickelt. Wie Abb. 25 im Vergleich zu gleichalten Kontrollen (Abb. 26) zeigt, ist das Darmrohr in voller Umbildung. Die Vielschichtigkeit des Epithels, seine Fältelungen und die »Epitheleystenbildung« zeigen die im Gange befindliche Meta-

morphose an, Submucosa- und Muscularisschichten sind voll entwickelt. Während sich bei den athyreotischen Tieren eine Entwicklung und Ausdifferenzierung der Muskelschichten ohne Veränderung des larvalen Epithels findet, ist bei den hyperthyreotischen Tieren die Umwandlung des Epithels mit der Ausbildung der fertigen Submucosa und Muscularis vergesellschaftet. Der letztere Befund spricht dafür, daß die Epithelveränderungen die Ausbildung der übrigen Darmwand nach sich ziehen, wohingegen die Befunde beim athyreotischen Tier erkennen lassen, daß die Ausdifferenzierung der Muskelschichten auch ohne Epithelumwandlung auftreten kann. Beide Befunde sprechen gleichsinnig gegen die *Reichenowsche* Theorie des Umwandlungsgehehens am Anurendarm. Die Veränderungen am Epithel sind offensichtlich die primären und vermögen die übrigen Umwandlungsprozesse nach sich zu ziehen. Die Leber und das Pankreas der hyperthyreotischen Tiere sind klein.



Abb. 27. Cornealcyste bei es. (Tier mit arteigtem Thyreoidenimplantat.) Beteiligung der sämtlichen Cornealepithelschichten am Aufbau der Cyste. Vergr. 267 \times .

Letzteres schaut nicht mehr zwischen dem Darm hervor. Die Leberzellezüge sind dicht, die einzelnen Epithelzellen klein, mit stark tingiertem Zellplasma. Es findet sich starke intra- und interzelluläre Pigmentablagerung in diesem Organ. Die Milz ist klein.

Die kleinen Lymphzellen

überwiegen. Die Kiemen sind vollständig zurückgebildet, auch bei den Tieren, die makroskopisch den Abschluß der Metamorphose nicht erreichten. Die Lungensäckchen zeigen eine außerordentliche Vielschichtigkeit und Fältelung des Epithels, das von einer dichten Zone von Bindegewebe und glatter Muskulatur umgeben wird. Die vollständige Rückbildung der Vornieren und weite Ausbildung der Urnieren habe ich schon erwähnt. Von den Befunden an den Sinnesorganen ist besonders auffällig die starke relative Größe der Augen im Verhältnis zum ganzen Kopf, wie sie sich schon makroskopisch aus den Photographien und aus dem mikroskopischen Querschnittsbild (vgl. Abb. 20 und 21) erkennen läßt. Die Ausbildung von Retina und Linse ist bei Versuchs- und Kontrolltieren gleich. Die Augenhöhlendrüsen sind bei den Versuchstieren gebildet, während sie bei den gleichalten Kontrollen fehlen. Gegenüber den gleichalten Kontrollen ist die Cornea in ihrer Entwicklung voraus. Das Epithel ist vielschichtig, die oberflächlichsten Zellagen zeigen eine Orientie-

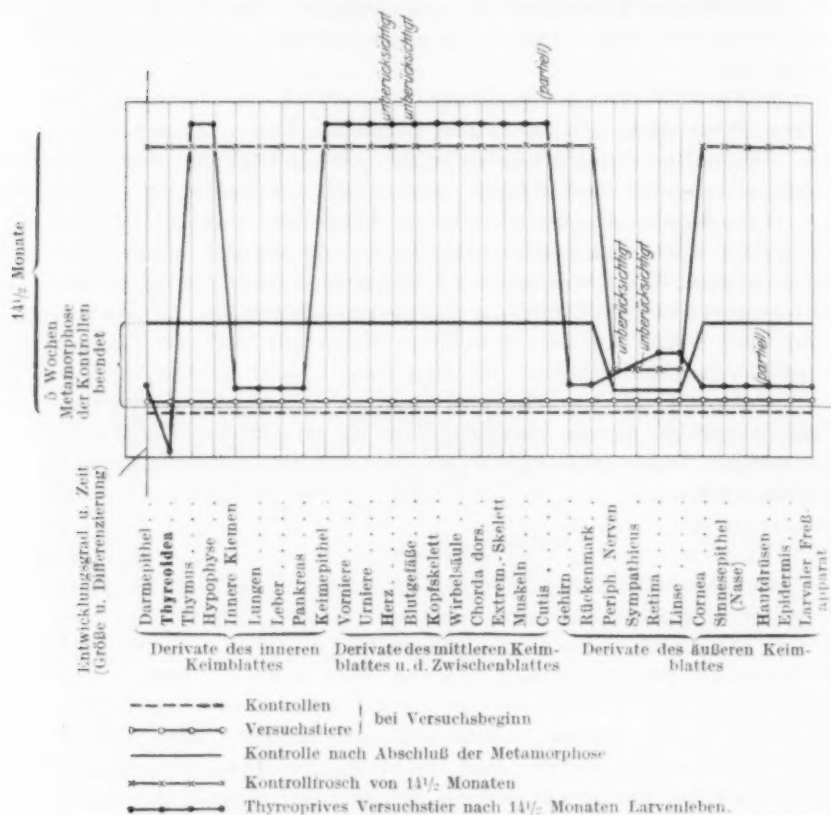
zung der Längsachse der platten Zellen parallel zur Oberfläche. Das bindegewebige Stroma ist vielschichtig und aufgelockert, mit zahlreichen zerstreuten Bindegewebskernen, im Gegensatz zu den Befunden bei den gleichaltrigen Kontrollen, wo eine einfache, aber sehr dicke und dichte Bindegewebslage unter einem zweischichtigen kubischen Epithel gelegen ist.

Die Entwicklungsbeschleunigung der epithelialen Elemente der Cornea ist so stark, daß sie in drei Fällen bei Tieren mit arteigenem und artfremdem Schilddrüsenimplantat zur Entstehung von Mißbildungen innerhalb des Epithels geführt hat, von denen ich eine in Abb. 27 wiedergebe. Es entstehen Cysten, die in ihrer basalen Partie von den basalen kubischen Epithelzellen der Cornea gebildet werden. Die oberflächlichen Teile der Cystenwand bilden flachere Epithelzellen, wie sie den oberflächlichen Epithelien der Cornea entsprechen. Im Inneren findet sich öfters eine fein granulierte Masse, die sich mit Schleimfarbstoffen zartblau tingiert. So sind diese Cysten Hautdrüsen ähnlich. Entsprechend ihrer Herkunft aus dem allgemeinen Körperektoderm reagiert die Cornea auf den, durch die Hyperthyreose gesetzten, übermäßigen Differenzierungsreiz mit der Ausbildung von Hautdrüsen ähnlichen Cysten.

Ergebnisse.

Faßt man die Resultate der experimentellen Erzeugung von Athyreose und Hyperthyreose bei ziemlich weit entwickelten Anurenlarven, die sich gegenseitig gut ergänzen, zusammen, so wird die Abhängigkeit der Harmonie der Entwicklung von den inkretorischen Drüsen besonders deutlich. Wird die Sekretion eines Inkretes durch Exstirpation der körpereigenen Drüsen vollkommen unterbunden, oder geht von einem arteigenen Implantat eine übermäßige Sekretion aus, so geht die Entwicklung der einzelnen Teile des Organismus vollkommen auseinander. Die epithelialen Organe und Organteile, vor allem soweit sie sich vom Ektoderm oder Entoderm herleiten, stellen ihre Weiterentwicklung beim vollkommenen Ausfall der Schilddrüse ein. Eine Ausnahme bilden die Keimdrüsen, der Thymus und Epiphyse sowie Hypophyse. Entweder spontan oder in Abhängigkeit von diesen sich weiter differenzierenden inkretorischen Drüsen entwickeln sich die mesodermalen Organe und Organbestandteile beim thyreopriven Tier weiter. Während beim Darm diese Weiterentwicklung der Muskulatur keine Differenzierung des Epithels auslöst, scheint die Ausbildung des Bewegungsapparates der Extremitäten die Ausdifferenzierung des in seinem Bereich gelegenen Coriums und der Drüsen hervorzurufen, zumal wenn diese bei Versuchsbeginn schon abgeschnürt sind. So kann durch die Sprengung des normalen Komplexzusammenhanges

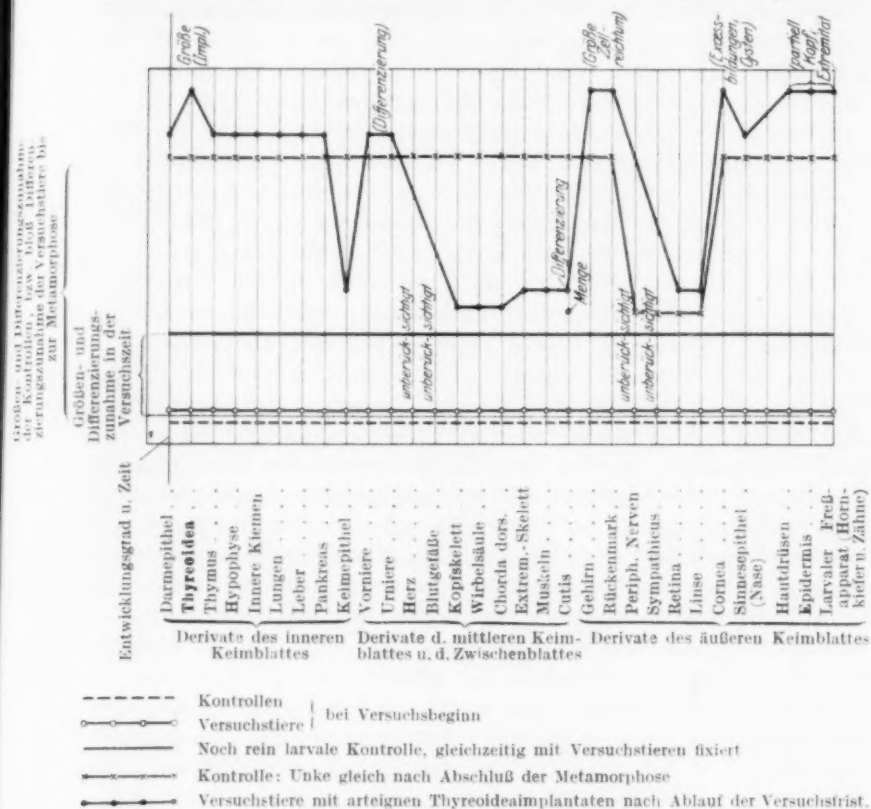
Tabelle V. I. Modell der Störung der harmonischen Entwicklung der Organe bei Athyreose.
(Querschnittsbilder des Entwicklungszustandes.)



durch Verschiebung des inkretorischen Gleichgewichtes die Kausalität und Abhängigkeit der Entwicklung von Geweben und Organen der späteren Embryonalzeit aufgedeckt werden. In zwei schematischen Modellen habe ich versucht, die Ergebnisse übersichtlich zusammenzustellen.

Legt man zu einer bestimmten Entwicklungszeit einen Querschnitt durch den Entwicklungszustand einer normalen Anurenlarve, so stellt man einen bestimmten Entwicklungszustand der einzelnen Organe fest, die sich in ihrem Ausbildungszustand entsprechen. Solche Querschnittsbilder liefern uns die Normentafeln, die wir leider weder für die *Rana*-Arten noch für *Bombinator* besitzen. Innerhalb der physiologischen Variationsbreite stimmt die Entwicklung der einzelnen Organe über-

Tabelle VI. II. Modell der Störungen der harmonischen Entwicklung der Organe bei Hyperthyreose durch Implantation arteigener Thyreoidea.



ein. In meinen Modellen will ich die Variationsschwankungen außer acht lassen. Man erhält in den Modellen, die als eine Art morphologischer Konstitutionskurve gedacht sind, eine gute Übersicht über die Sprengung der Harmonie der Entwicklung nach Ablauf der Versuchsperioden (Tab. V und Tab. VI). Der geradlinigen Kurve für die Versuchstiere und Kontrollen zu Beginn der Experimente entspricht eine Kurve mit starken Schwankungen zum Schluß der Versuchszeit. Hier zeigt die Kurvenlinie bei den Versuchstieren so große Ausschläge, d. h. Differenzen im Entwicklungszustande der einzelnen Teile des Organismus, daß diese im Vergleich mit den Verhältnissen bei den Kontrolltieren unbedingt außerhalb des Rahmens der physiologischen Variationsbreite liegen, selbst wenn das Fehlen der Normentafeln nur

rein schematische Größendarstellungen erlaubt. Ich habe die Organe und Gewebe nach ihrer Entstehung aus dem äußeren, mittleren und inneren Keimblatt gruppenweise zusammengestellt. Abgesehen von den inkretorischen Drüsen zeigt sich dabei, daß bei Athyreose die Differenzierung der Derivate des inneren und äußeren Keimblattes ausbleibt, während die Abkömmlinge des mittleren Keimblattes sich fortentwickeln. Ein gerade entgegengesetztes Verhalten zeigt die Kurve für die hyperthyreotischen Tiere, bei denen sich entodermale und ektodermale Elemente entwickeln, während die mesodermalen Bestandteile des Organismus eine Entwicklungshemmung zeigen. Bei solchen Geweben, die wie Retina und Linse schon zu Versuchsbeginn in der Art ihres Aufbaues fertig sind, bleibt die Kurve natürlich sowohl bei athyreotischen wie hyperthyreotischen Tieren, bei Versuchstieren und Kontrollen, zurück. So zeigen diese graphischen Darstellungen besonders deutlich die Abhängigkeit der epithelialen Teile des Organismus von der Schilddrüse und die Unabhängigkeit der Herkömmlinge des mittleren Keimblattes von der Schilddrüse, dagegen ihre vermutliche Abhängigkeit von dem Entwicklungszustande der Keimdrüsen und des Thymus. Von bestimmten Organen abgesehen verhalten sich einerseits epitheliale Organe und Organteile andererseits das Bindegewebe im weitesten Sinne und seine Derivate dem durch Athyreose und Hyperthyreose veränderten Chemismus des Organismus gegenüber als Einheiten.

Wie die zusammenfassende Maßtabelle (Tab. VII) der inkretorischen Drüsen der hyper- und athyreotischen Tiere zeigt, ist die Abhängigkeit der epithelialen Elemente des Körpers von der Thyreoidea bei Hyperthyreose eine direkte. Die anderen inkretorischen Drüsen zeigen auffallenderweise keine größeren Schwankungen in ihren Längenmaßen gegenüber den Kontrollen¹⁾. Bei den athyreotischen Tieren finden wir eine exquisite übermäßige Längenentwicklung der Epiphyse und Hypophyse gegenüber der Kontrolle, auch nach Thyreoideanachfütterung. Diese übermäßige Längenausbildung unterbleibt, sowie Reste der Schilddrüse stehen geblieben sind (12c-Serie). In dem Falle beginnt ja sowieso die Metamorphose wie beim normalen Tier. Die Thymusdrüsen beim thyreopriven Tier sind länger wie bei der Kontrolle. Da hier aber die Schwankungen nicht sehr groß sind, darf man dem keine größere Bedeutung beimessen. Immerhin ist es auffällig, daß bei Thyreoideanachfütterung diese vikariierende Vergrößerung des Thymus nicht mehr beobachtet wird.

¹⁾ Einige Maßzahlen der Hypophyse und Epiphyse von F₂₄ und 12b- und 12c-Serie differieren mit den Angaben in meiner 2. Mitteilung. Es liegt dies daran, daß ich erst mit zunehmender Übung gelernt habe, den drüsigen Lappen der Hypophyse und die Epiphyse ganz sicher gegen die benachbarten Organe abzugrenzen.

Tabelle VII. Maßtabelle der endokrinen Drüsen.
Aus den Querschnittserien errechnete Längenausdehnung in mm.

| Tier, bzw. Schnittserienbezeichnung | Thyreoida rechts | Thyreoida links | Thymus rechts | Thymus links | Epiphyse | Hypophyse (drüsiger Teil) | Operation |
|--|-----------------------|--------------------|------------------|-----------------|----------|------------------------------|---|
| Athyreose und Kon- trollen | — | — | 0,37 | 0,39 | 0,62 | 0,60 | Thyreoida beiderseits restlos entfernt. |
| | — | — | 0,26 | 0,26 | 0,65 | 0,54 | Thyreoida beiderseits restlos entfernt. Thyreoida nachgefüllt. |
| | 0,14 | — | 0,27 | 0,27 | 0,25 | 0,12 | Thyreoida partiell reseziert. Tier bei Metamorphosebeginn fixiert. |
| | subkutan verlagert | 0,3 | 0,23 | 0,24 | 0,25 | 0,12 | Thyreoidektomie mißlungen. Nach voll- endeter Metamorphose fixiert. |
| Hyperthyreose und Kontrollen | 0,16 | 0,17 | 0,17 | 0,17 | 0,25 | 0,16 | Arteigne Thyreoida implantiert. Bei Um- wandlungsbeginn fixiert. |
| | 0,14 | 0,15 | 0,21 | 0,20 | 0,18 | 0,23 | Arteigne Thyreoida implantiert. Nach vollendeter Metamorphose fixiert. |
| | 0,18 | 0,18 | 0,17 | 0,14 | 0,15 | 0,26 | Rinderthyreoida implantiert. Während Metamorphose gestorben und fixiert. |
| | 0,27 | 0,29 | 0,20 | 0,20 | 0,29 | 0,24 | Menschl. Thyreoida implantiert. Während Metamorphose fixiert. |
| | 0,21 | 0,15 | 0,27 | 0,29 | 0,30 | 0,27 | Basedowstruma implantiert. Während Meta- morphose fixiert. |
| | 0,20 | 0,19 | 0,24 | 0,24 | 0,29 | 0,16 | Arteigner Brunsthodien implantiert. Als Larve fixiert. |
| | 0,25 | 0,25 | 0,26 | 0,27 | 0,22 | 0,13 | Kontrolltier. Als Larve fixiert. |
| | | | | | | | |

Die Dissoziierung der Entwicklung der einzelnen Teile des Körpers läßt gewisse Prozesse von Selbstdifferenzierung, die von anderen Autoren beobachtet wurden, besonders deutlich hervortreten. So geben unsere Experimente z. B. eine Ergänzung zur Operculumfrage. Nach den Experimenten von *Braus* kann bei *Bombinator* ein Perforationsloch im Operculum auch bei fehlender vorderer Extremität gebildet werden, so daß hier ein besonders schönes Beispiel von Selbstdifferenzierung vorliegt. Beim athyreotischen Tier liegt eine bis auf die Epidermis vollkommen ausgebildete Vorderextremität unter dem Operculum. Trotzdem wird beim Fehlen der Schilddrüse des Tieres kein Perforationsloch im Operculum gebildet. Die ausgebildete Extremität besitzt also nicht einmal die Fähigkeit zur mechanischen Perforation. Wird aber Schilddrüse an ein thyreoprives Tier verfüttert, so entsteht, wie ich in meinem zweiten Beitrag abgebildet habe, nach kurzer Frist das Perforationsloch, während gleichzeitig die Epidermis der Extremität fertig entwickelt wird. So sind die übrigen Faktoren nur bei Vorhandensein des Schilddrüsensensibilisators fähig, den Selbstdifferenzierungsprozeß der Perforationslochbildung auszulösen. Kreist das Inkret beim hyperthyreotischen Versuchstier in anomaler Menge im Organismus, so entsteht das Perforationsloch, auch wenn die darunter gelegene Extremität noch vollständig unfertig ist. Eine schöne Parallele dazu sind die Befunde, die *Braus* bei Esculentenlarven erhob, denen er die vordere Extremität als Knospe exstirpiert hatte. Hier bildet sich nach diesem Eingriff ein Regenerat der vorderen Extremität, und es bildet sich ein Perforationsloch im Operculum, noch bevor das Regenerat vollständig ausgebildet ist. Auch hier wird eine »unfertige« Extremität durch das Perforationsloch hindurch entbunden. Die noch nicht fertig entwickelte regenerierte Extremität hat sicher nicht die Entstehung des Perforationsloches bewirkt. So wird durch meine Versuche die Selbständigkeit und Unabhängigkeit der beiden Prozesse, einerseits Ausbildung der Extremität und andererseits Perforationslochbildung im Operculum, besonders schön deutlich gemacht. Tab. VIII gibt eine Zusammenstellung dieser Verhältnisse.

Abgesehen von ihrer Bedeutung für die Aufklärung der Abhängigkeit einzelner Teile des sich entwickelnden Organismus von bestimmten inkretorischen Drüsen und abgesehen von der Möglichkeit, durch die Sprengung des normalen Komplexzusammenhanges bisher verborgene abhängige Differenzierungen der späteren Larvenentwicklung bei Anuren aufzuklären, besitzen meine Experimente eine allgemeinere biologische Bedeutung in bezug auf die Frage der Kausalität von Mißbildungen und auf die Selbständigkeit der Ausbildung epithelialer und mesenchymaler Teile des Organismus. Wie die Ausbildung einer Encephalocele und die Entstehung drüsenähnlicher Cornealcysten bei hyper-

Tabelle VIII. Operculum.

| Körper | Vordere Extremität | Perforationsloch im Operculum |
|--|---|---|
| 1. Larval | wachsende Knospe | noch nicht gebildet |
| 2. Umwandlung von Körperform u. Organen in die des fertigen Fröschchens | fertig ausdifferenziertes Bein | entsteht |
| 3. Umwandlung von Körperform u. Organen in die des fertigen Fröschchens | bei <i>Bombinator</i> -Larven vordere Extremität als Knospe exstirp. (<i>Braus</i>) | wird trotzdem gebildet |
| 4. Überstürzte und disharmonische Umwandlung u. Thyreoideaimplantation oder Fütterung | »unreife«, noch nicht fertig ausdifferenzierte, vordere Extremität (oft »Keulenform«) | gebildet, obwohl vordere Extremität oft noch »Stummel« |
| 5. Umwandlung von Körperform u. Organen in die des fertigen Fröschchens | vordere Extremität bei <i>Esculenta</i> -Larven als Knospe exstirpiert | gebildet, obwohl Regenerat der vorderen Extremität noch nicht fertig entwickelt ist |
| 6. Körperform und zahlreiche Organe nach Thyreoidektomie noch larval | bis auf deckende Epidermis fertig entwickeltes Bein | wird nicht gebildet |
| 7. Beginn der Umwandlung von Körperform und der zurückgebliebenen Organe des thyreoopriven Tieres nach Thyreoideafütterung | Epidermis zeigt Zellschichtenvermehrung, oberste Lage verhornt. Sonst wie sub 6b | entsteht jetzt |

thyreotischen Versuchslarven zeigt, können auch auf ziemlich spätem Entwicklungsstadium durch bloße quantitative Verschiebung des inkretorischen Gleichgewichtes so starke selbständige Entwicklungs- und Vermehrungsprozesse einzelner Gewebe des Körpers einsetzen, daß grobe Massenverlagerungen und Mißbildungen resultieren. Es können auch, wie bei der Cornea, Formbildungsprozesse auftreten, zu denen die Potenz zwar in den betreffenden Geweben vorhanden ist, normalerweise aber durch andere unbekannte Faktoren unterdrückt wird. Von denjenigen Autoren, die die inkretorischen Drüsen für die Ätiologie der Blastome heranziehen, wird eine Störung des »harmonischen Zusammenarbeitens von Epithel und Bindegewebe« für die Blastombildung verantwortlich gemacht. Meine Versuche zeigen, wie eine Grund-

bedingung dieser Theorie erfüllt ist. Durch einfache quantitative Verschiebung des inkretorischen Gleichgewichtes wird selbständige Differenzierung und dissoziiertes Wachstum von Bindegewebe im weitesten Sinne und Epithel im Vertebratenkörper hervorgerufen.

Literaturverzeichnis.

1. Babák, E.: Zur ontogenetischen Betrachtungsweise in der Physiologie. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 30. — 2. Ders.: Einige Gedanken über die Beziehungen der Metamorphose bei den Amphibien zur inneren Sekretion. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 10, 1913. — 3a. Biedl: Innere Sekretion. Urban u. Schwarzenberg, Berlin u. Wien 1913. — 3b. Cole: The transplantation of skin in frog tadpoles with special reference to the adjustment of grafts over eyes and to the local specificity of Integument. Journ. of exp. zool. Bd. 35, Nr. 4, 1922. — 4. Born: Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 4. — 5. Braus: Vordere Extremität und Operculum bei *Bombinator*-Larven. Experiment. Beiträge z. Morphologie H. 2, Leipzig 1906. — 6. Ders.: Gliedmaßenpflropfung und Grundfragen der Skelettbildung: I. Die Skelettanlage vor Auftreten des Vorknopfels und ihre Beziehung zu den späteren Differenzierungen. Experiment. Beiträge z. Morphologie Bd. 3, H. 1, Leipzig 1909. — 7. Chambers: Einfluß der Eiggröße und der Temperatur auf das Wachstum und die Größe des Frosches und dessen Zellen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 72, 1908. — 8. Cooksey: Changes produced in the larval brain of *Rana pipiens* by thyroid feeding. Endocrinology Bd. 6, 1922. (Referat in Springers Berichten über die ges. Physiol. Bd. 15, H. 1/2, 1922.) — 9. Dietrich: Entwicklungsstörungen des postfötalen Lebens. Morphologie der Mißbildungen von *Schwalbe*. Teil III. Einzelmäßigungen. VI. Lieferung. Anhang. — 10. Doms: Über den Einfluß der Temperatur auf Wachstum und Differenzierung der Organe während der Entwicklung von *Rana esculenta*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 87. — 11. Dustin: Histologische Untersuchungen über den normalen und experimentell beeinflussten Thymus der anuren Amphibien. II. Teil. Arch. de biol. Bd. 30, H. 4, 1920. — 12. Gayda: Contributo allo studio della Fisiologia della Tiroide della *Rana*. Arch. di fisiol. Vol. XX, Fasc. III, Maggio-Giugno 1922. — 13. Gley: Die Lehre von der inneren Sekretion, ihre physiologischen Grundlagen und ihre Anwendung in der Pathologie. Übers. v. Lipschütz, Bern, Bircher 1920. — 14. Gurwitsch: Über die formative Wirkung des veränderten chemischen Mediums auf die embryonale Entwicklung. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 3. — 15. Hart: Zum Wesen und Wirken endokriner Drüsen. Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 57, Nr. 5, 1920. — 16. Ders.: Konstitution und endokrines System. Zeitschrift f. angew. Anat. u. Konstitutionslehre Bd. 6, 1920. — 17. Hartmann: Über den Einfluß der Temperatur auf Größe und Beschaffenheit von Zelle und Kern im Zusammenhang mit der Beeinflussung von Funktion, Wachstum und Differenzierung der Zellen und Organe. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 44, 1918. — 18. Herbst: Formative Reize, Leipzig 1901. — 19. Hertwig, O.: Über den Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung von *Rana fusca* und *Rana esculenta*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 51, 1898. — 20. Kühlenbeck und Kiesevalter: Zur Phylogenese des Epistriatums. Anat. Anz. Bd. 55, H. 7/8, 1922. — 21. Maurer: Die Epidermis und ihre Abkömmlinge, Leipzig 1895. — 22. Ders.: Die morphologische Beurteilung der Epithelkörper und anderer Drüsen mit innerer Sekretion. Jenaische Zeitschr.

2. Naturwiss. Bd. 55, H. 1. — 23. *Ratner*: Zur Metamorphose des Darmes bei Froschlarven. Inaug.-Diss. Dorpat 1891. — 24. *Reichenow*: Die Rückbildungserscheinungen am Anurendarm während der Metamorphose und ihre Bedeutung für die Zellforschung. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 72, 1908. — 25. *Reuter*: Über die Rückbildungserscheinungen am Darmkanal der Larve von *Alytes obstetricans*. Anat. Hefte Bd. 14, H. 45 u. Bd. 15, H. 49. — 26. *Röfle*: Hypertrophie und Organkorrelation. Münch. med. Wochenschr. 1908. — 27. *Schwalbe*: Allgemeine Mißbildungslehre. Jena, Fischer 1906. — 28. *Taube*: Regeneration mit Beteiligung ortsfremder Haut bei Tritonen. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 49, H. 3 u. 4, 1921. — 29. *von Ubisch*: Das Differenzierungsgefälle am Amphibienkörper und seine Auswirkungen. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 52, H. 3/4. — 30. *Uhlenhuth*: Relation between metamorphosis and other development phenomena in amphibians. Journ. of gen. physiol. Vol. I, H. 6, 1919. — 31. *Witschi*: Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana temporaria*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 85, II. Abt., 1914. — 32. *Ders.*: Studien über die Geschlechtsbestimmung bei Fröschen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 86.

(Die Spezialliteratur über die Beeinflussung der Entwicklung und Metamorphose bei den Anurenlarven durch Fütterung mit inkretorischen Drüsensubstanzen ist, soweit ich sie in die Literaturverzeichnissen meiner beiden ersten Mitteilungen in diesem Archiv aufgenommen habe, nicht noch einmal angegeben.)

Histologische Untersuchungen zur Analyse der Wirkung der Schilddrüsenfütterung auf Froschlarven.

2. Die Beeinflussung der Entwicklung der vorderen Extremität und des Brustschulterapparates¹⁾.

Von

Benno Romeis.

(Aus der Abteilung für experimentelle Biologie. Anatomische Anstalt der Universität München.)

Mit 21 Textabbildungen.

(Eingegangen am 4. Juni 1923.)

Seit den Arbeiten *Gudernatschs* ist bekannt, daß bei Anurenlarven die Entwicklung der Extremitäten durch Verfütterung von Schilddrüsensubstanz stark beschleunigt wird. Die bisherigen Angaben beschränken sich jedoch in den meisten Fällen lediglich auf die Feststellung des Zeitpunktes, zu dem der Durchbruch der Vorderbeine erfolgt, der jedoch in Wirklichkeit über den Entwicklungsgrad der Extremitäten gar nicht orientiert. Denn dieser »Durchbruch« tritt bei Schilddrüsenfütterung nicht infolge einer Entwicklungsbeschleunigung der Extremitäten ein, sondern infolge der Resorption der die Vorderbeine verdeckenden Operculummembran. Er ist demnach bei den Schilddrüsentieren vom Differenzierungsgrade der Extremitäten selbst völlig unabhängig. Nur bei Versuchen an alten, kurz vor der Metamorphose stehenden Tieren dürften auch die Extremitäten aktiv beteiligt sein.

Mit dieser einschränkenden Feststellung soll jedoch die beschleunigende Wirkung der Schilddrüsenfütterung auf die Entwicklung der Extremitäten selbst in keiner Weise in Abrede gestellt werden. Dieselbe wurde ja auch von *Gudernatsch* wie von späteren Autoren des öfteren ausdrücklich betont, ohne daß man dabei aber über eine Schilderung der größten, äußerlich erkennbaren Veränderungen hinausgegangen wäre. Eine *eingehende histologische* Untersuchung fehlt bis zur Stunde. Der vorliegende zweite Teil meiner Arbeit ist bestimmt, diese Lücke auszufüllen. Ich möchte mich aber nicht mit der Schilderung des Endresultates begnügen, sondern auch den allmählichen Verlauf der Entwicklungsbeschleunigung verfolgen. Da bei Anuren die Entwicklung der vorderen Extremität mit jener der hinteren ziemlich parallel läuft, werde ich mich dabei, um Wiederholungen zu vermeiden, auf die Darstellung der Entwicklung der Vorderbeine beschränken.

¹⁾ Ausgeführt mit Unterstützung der Notgemeinschaft Deutscher Wissenschaft.

Die am Becken und an der Wirbelsäule sich abspielenden Vorgänge werden in einer späteren Veröffentlichung nachgeholt.

Untersucht man das Skelett frisch metamorphosierter Fröschechen der gleichen Art, aber verschiedener Herkunft, so findet man hinsichtlich des Reifegrades seiner Ausbildung vielfach beträchtliche Unterschiede. Es läßt sich demnach das Skelett der Versuchstiere nur mit dem von Kontrolltieren gleicher Abstammung vergleichen, die abgesehen von der Schilddrüsenwirkung unter völlig übereinstimmenden Bedingungen standen. Aus diesem Grunde erscheint es zweckmäßig, zunächst den Entwicklungsstand zu schildern, den das Skelett des Vorderbeines einschließlich des Brustschulterapparates bei den Kontrolltieren des Versuches A¹⁾ zur Zeit der Metamorphose erreicht hat, zumal dadurch auch Darstellung und Deutung der an den Schilddrüsen-tieren zu erhebenden Befunde erleichtert wird. Zu diesem Zwecke

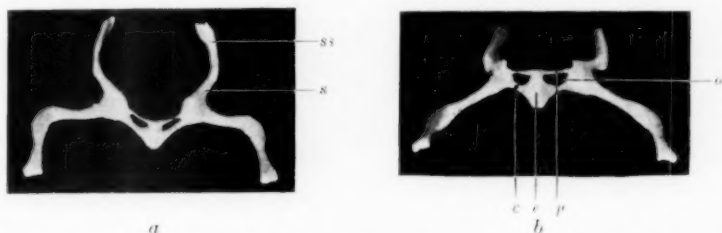


Abb. 1. Brustschulterapparat mit Arm- und Vorderarmskelett von *Rana temporaria* kurz nach der Metamorphose (aus der Kontrollgruppe von Versuch A). *a* Ansicht von cranial; *b* von ventral. Bezeichnungen: *c* Coracoid; *e* Epicoracoid; *p* Procoracoid; *s* Scapula; *ss* Suprascapula; *a* Foramen obturatum. Vergr. 1:4.

wurde bei einigen Fröschen der Kontrollgruppe des Versuches A, die gleich nach der Metamorphose fixiert worden waren, Schultergürtel und Armskelett unter dem binocularen Mikroskop mit Pinzette und Messer freipräpariert. Abb. 1*a* zeigt Brustschulterapparat, Oberarm und Unterarm bei vierfacher Vergrößerung in der Ansicht von cranial her, Abb. 1*b* von der Ventralseite aus. Rechtes und linkes Epicoracoid stoßen in der Mittellinie in ihrer ganzen Ausdehnung aneinander und sind, wie die Untersuchung der Schnittpreparate genauer erkennen läßt, zum Teil durch junges Knorpelgewebe, zum Teil durch vorknorpeliges, zell- und faserreiches Gewebe miteinander innig verbunden. Das Episternum, das präparatorisch auf diesem Stadium noch nicht dargestellt werden konnte, ist im Schnittbild als kleine, eben auftretende junge Knorpelanlage erkennbar, in gleicher Weise das Sternum. Das Foramen obturatum wird von den

¹⁾ Über den Verlauf desselben siehe I. Mitteilung. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. Bd. 98, S. 585—592, 1923.

Knorpelspangen des schmalen Procoracoids und des breiteren Coracoids umrahmt. Auf dem Procoracoid liegt (s. Abb. 2 *a*) die knöchern Anlage des Thoracale (Clavicula-*Gegenbaur*) — ich schließe mich der Nomenclatur von *Fuchs* an — das in Form einer dünnen Knochenlamelle vom Acromion bis fast zur Mittellinie des Körpers reicht. Die cranial und etwas nach außen vom knorpeligen Procoracoid gelegene Knochenanlage ist von diesem durch eine schmale Bindegewebslage getrennt, die bei der Kontroverse *Gegenbaur*s und *Goettes* über die Ersatz- oder Deckknochenatur der Clavicula eine wichtige Rolle spielte. Sie erweist das Thoracale endgültig im Sinne *Gegenbaur*s als Deckknochen (*Fuchs*, 1912, 1922; *Braus*, 1919).

Das Coracoid (s. Abb. 2 *b*) ist dagegen ringsum von schon ziemlich kräftigem Ersatzknochen umhüllt, der dem Knorpel ohne trennende

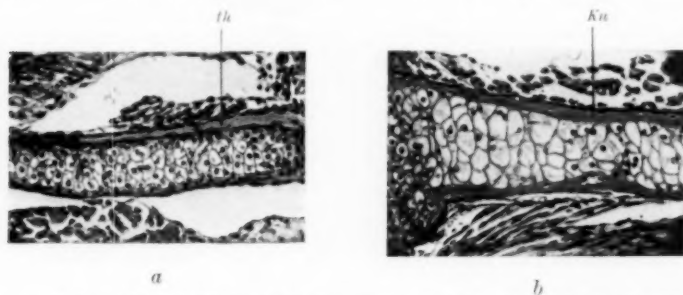


Abb. 2. Nr. 3283. *a* Längsschnitt durch das Procoracoid. Auf der einen Seite des Knorpels liegt, von einer Zellschicht davon getrennt, der Deckknochen des Thoracale (*th*). *b* Längsschnitt durch das Coracoid; um den großblasigen Knorpel ist eine Hülle von perichondralem Knochen (*Kn*) ausgebildet, der dem Knorpel unmittelbar anliegt. Die Knorpelzellohlen des Procoracoids sind kleiner, die Knorpelgrundsubstanz reichlicher. Vergr. 1:100 (augen. mit Zeiss-Phoku).

Bindegewebsschicht unmittelbar aufliegt. Ein Markraum ist im Innern des Coracoids bei den metamorphosierten Fröschen des Versuches A noch nicht ausgebildet, bei den metamorphosierten Kontrolltieren anderer Versuche ist er eben in Entstehung begriffen. Als konstanten Befund möchte ich eine dicht auf der Knochenschale des Coracoids gelegene Ansammlung von myeloiden Zellen erwähnen, die etwas kranial von dem abgebildeten Schnitt innerhalb des Foramen obturatum gelegen ist.

Das Knorpelgewebe von Procoracoid und Coracoid zeigt im übrigen beträchtliche Strukturunterschiede. Das erstere ist, wie ein Vergleich der Abb. 2 *a* und 2 *b* deutlich erkennen läßt, zellreicher und dichter gebaut. Die Knorpelgrundsubstanzzüge sind, da die Knorpelzellen kleiner, weniger aufgetrieben und wasserärmer sind, zahlreicher. Die Kerne färben sich stärker. Rings um den Knorpel aber liegt ein deutlich ausgebildetes Perichondrium, von dem aus durch Bildung jugendlicher Knorpelzellen weiteres echtes Wachstum vor sich gehen kann.

Die Knorpelzellhöhlen des Coracoids dagegen sind groß, aufgeblasen, ihr Inhalt arm an organischer Substanz und reich an Wasser. Der Kern ist bläschenförmig, meist blaß gefärbt, chromatinarm. Die Knorpelgrundsubstanz ist auf spärliche, dünne Scheidewände reduziert.

Diese Unterschiede in der Knorpelstruktur sind sicher zum Teil durch die verschiedenen Ernährungsverhältnisse bedingt. Außerdem dürften sie aber auch noch mit einer differenten funktionellen Leistung zusammenhängen: beim Coracoidknorpel ist dieselbe offensichtlich nur mehr gering, da die rings um den Knorpel angelegte Knochenhülle ihn weitgehend entlastet. Es haben sich daher lediglich die durch den Aufbau bedingten Knorpelzüge erhalten (*Baustruktur*). Ganz anders liegen die Verhältnisse beim Procoracoid, das höchstens auf einer Seite von dem aufliegenden Thoracale unterstützt wird und daher unter erheblich stärkerer funktioneller Beanspruchung steht, die in der Ausbildung einer *Arbeitsstruktur* zum Ausdruck kommt.

In ähnlicher Weise wie das Coracoid ist auch der hinter dem knorpeligen und vom Acromion überhöhten

Acetabulum gelegene Teil der Scapula von jungem Knochengewebe umschlossen, nur daß hier zur Zeit der Metamorphose in allen Fällen bereits eine kleine Markhöhle ausgebildet ist (s. Abb. 3). Die noch vorhandenen Teile des Scapulaknorpels zeigen im Bereich der Knochenhülle eine ähnliche großblasige Struktur wie der Knorpel des Coracoids. Die Suprascapula besteht dagegen noch aus kleinzelligem, typisch ausgebildetem Knorpelgewebe. Gegen die dorsale Kante zu ist die Suprascapula schon schaufelförmig verbreitert. An ihrer Außenseite ist die knöcherne Anlage eines Deckknochens, das von *Braus* wie von *Fuchs* beschriebene *Cleithrum*, in Bildung begriffen.

Über die Ausdehnung dieser, von der Mitte der Rumpfwand bis

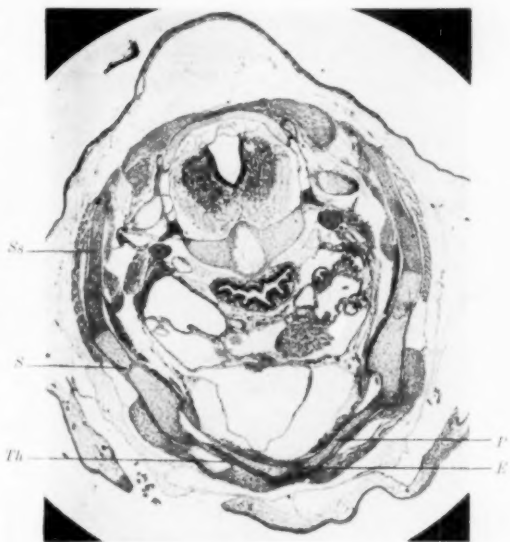


Abb. 3. Nr. 3283 (Gruppe a). Querschnitt durch den Brustschulterapparat in der Höhe des Procoracoids. E Epicoracoid; P Procoracoid; S Scapula; Ss Suprascapula; Th Thoracale. Vergr. 4:21.

zur dorsalen Stammuskulatur reichenden, beinahe ringförmig geschlossenen Skelettspange des Brustschulterapparates unterrichtet neben den Abb. 1 *a* und *b* auch Abb. 3, die einen Horizontalschnitt durch den Rumpf des Kontrolltieres Nr. 3283 in der Höhe des Procoracoids wiedergibt und die Knochenhüllen der Scapula sowie das dem Procoracoid aufgelagerte Thoracale zeigt.

Ebenso wie das Skelett des Schultergürtels ist auch das des Armes zur Zeit der Metamorphose in allen seinen Teilen bereits gut ausgebildet. Der perichondrale Knochen des Humerus ist zu einem kräftigen Zylinder entwickelt, auf dessen innerer Lamelle sich in der Mitte der Diaphyse eben eine zweite zirkuläre Lage von Knochengewebe auflagert, die mit der erstgenannten durch radiäre Verbindungsbälkchen in Zusammenhang steht. Auf der proximalen Seite des Humerus dringt der Knochenzylinder tief in die knorpelige Epiphyse ein, so daß sich diese schon in der bei Amphibien zu beobachtenden charakteristischen Weise stockknopfartig über das Ende der Knochenröhre stülpt. An der distalen Epiphyse des Humerus ist dieses Stadium der Entwicklung bei Nr. 3283 noch nicht erreicht. Der Markraum ist im Oberarmknochen bei den Kontrolltieren des Versuches A zur Zeit der Metamorphose noch nicht ausgebildet. Radius und Ulna, die bei jungen Larven völlig getrennt verlaufen, beim Frosch aber zu einem einheitlichen Knochen, dem Os antibrachii, verschmolzen sind, haben sich zur Zeit der Metamorphose in ihrer proximalen Hälfte schon miteinander vereinigt, während distal die beiden Knochenschäfte größtenteils noch durch einen Zwischenraum getrennt sind. Die distalen Epiphysen sind dagegen, wie schon *Jordan* (88) beschreibt, wieder zu einer einheitlichen Knorpelmasse verschmolzen. Dieselbe steht bei Nr. 3283 am Außenrande mit dem Knorpel des Ulnare noch in ziemlich breiter kontinuierlicher Verbindung, während das Radiale gegen den Radius bis auf eine schmale volare Verbindungsbrücke abgegrenzt ist.

Sehr innig ist noch der durch dichtzelliges Zwischenknorpelgewebe vermittelte Zusammenhang zwischen Radiale und Zentrale, das auch mit dem Ulnare noch in Konnex steht. Alle drei stehen in Verbindung mit dem einen einheitlichen Knorpelkörper bildenden Carpale 3—5. Auch zwischen Radiale und dem an seiner Außenfläche gelegenen Carpale 1 ist die Gelenkspalte erst sehr unvollkommen ausgebildet, während sie am Schulter- und Ellbogengelenk schon als schmaler Zwischenraum sichtbar ist, gegen den sich die zellreiche Knorpeloberfläche durch eine Lage platter Endothelzellen scharf abgrenzt. Zwischen Carpale 3—5 und Metacarpus 3 und 4 ist die Gelenkhöhle gleichfalls deutlich ausgebildet, während zwischen diesem und Metacarpus 5, wie zwischen Radiale und Metacarpus 2 noch schwache Verbindungsbrücken bestehen.

Die Metacarpen sind sämtlichst von perichondralen Knochenhülsen umschlossen. Desgleichen die Phalangen, von denen beim 4. und 5. Finger je drei, beim 2. und 3. je zwei angelegt sind.

Die Skelettmuskeln sind im Bereich der ganzen Extremität in ihrer charakteristischen Lagerung ausgebildet und gut differenziert; auch die kleinsten Handmuskeln, wie die *Mm. interphalangeales*, die im Laufe der Larvalentwicklung mit am spätesten auftreten, sind als wohlabgegrenzte, mit reichlichen Myofibrillen versehene Muskelzüge zu erkennen.

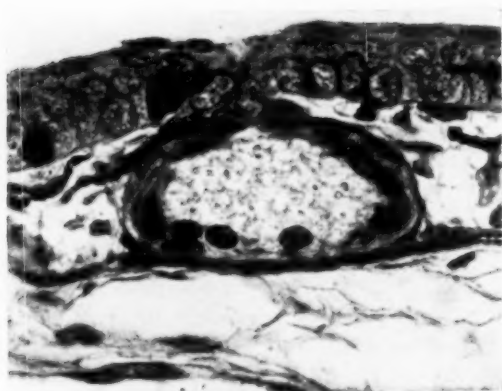
Die Epidermis der vorderen Extremität wird von einem mehrschichtigen Epithel gebildet. Über einer kubischen Basalschicht liegt eine zweite Reihe polygonaler Zellen, die von einer Lage ganz abgeplatteter, in Verhornung übergehender Zellen bedeckt ist. Zwischen den kubischen Epithelzellen liegen, meist in der mittleren Schicht, einzelne, oft mit langen Ausläufern versehene Pigmentzellen, deren Protoplasma mit braunschwarzem, körnigem Pigment beladen ist. In den Epithelzellen selbst finden sich ebenfalls stellenweise feine Pigmentkörnchen. Eine weitere Pigmentschicht wird dicht unter der Epidermis im Stratum spongiosum von zahlreichen stark verästelten Chromatophoren gebildet. Auffallend ist der Unterschied in der Pigmentierung von Streck- und Beugeseite der Extremität: während die Streckseite sowohl sub- wie intraepidermal von zahlreichen Melanophoren durchsetzt ist, findet sich auf der Beugeseite auf weite Strecken hin keine einzige, schwarzbraunes Pigment enthaltend Zelle. Auch die in den Epithelzellen selbst gelegenen Pigmentkörnchen fehlen hier.

Im Stratum spongiosum, das von lockerem mit Gefäßen reich durchzogenem Mesenchymgewebe gebildet wird, liegen bei den metamorphosierte Kontrolltieren zahlreiche Hautdrüsenanlagen, die häufig schon die Form kleiner, mit Hohlraum versehener Bläschen besitzen. Bei genauerer Betrachtung lassen sich die Anlagen der Schleimdrüsen von jenen der Körnerdrüsen schon deutlich unterscheiden. Der Drüsenhohlraum der ersteren erscheint im fixierten Präparat, wie Abb. 4 a zeigt, leer. Die Zelloberfläche der kubischen Drüsenzellen ist deutlich abgegrenzt. Auf dem abgebildeten Schnitte ist auch der kurze, das Epithel durchdringende, aus niedrig kubischen Zellen gebildete Ausführungsgang gut zu erkennen, dessen Ausmündung jedoch zur Zeit der Metamorphose durch eine platte Epithelzelle noch verschlossen wird. Im Bereich der vorderen Extremität sind die Drüsenanlagen überwiegend nach diesem Typus gebaut. Am Rücken zeigt eine Reihe von Anlagen außerdem das in Fig. 4 b wiedergegebene Aussehen. Der Drüsenhohlraum ist mit einer gerinnseligen körnigen Substanz angefüllt, die aus einer Verschmelzung des mit Sekretkörnchen angefüllten Protoplasma-leibes der einzelnen Drüsenzellen hervorgegangen ist. Daher sind auch die Zellgrenzen zwischen den mit randständigen Kernen versehenen

Drüsenzellen nicht mehr festzustellen. Nach Entleerung des Drüseninhaltes dürfte von den um die Drüsenzellkerne gelegenen dichteren Protoplasmateilen aus wieder Regeneration erfolgen. Auch bei den Anlagen der Körnerdrüsen ist der Ausführungsgang zur Zeit der Metamorphose noch verschlossen. Selbstverständlich haben nicht alle Drüsenanlagen die hier geschilderte Stufe der Entwicklung erreicht. Sowohl



a



b

Abb. 4. Nr. 3283 (Gruppe a: Kontrolle). *a* Schleimdrüsenanlage. Der Ausführungsgang ist durch eine platte Epithelzelle noch verschlossen. *b* Körnerdrüsenanlage. Der Ausführungsgang ist nicht voll getroffen. *sc* Anlage des Stratum compactum. Vergr. 1:700.

am Arm wie am Rücken finden sich dazwischen noch zahlreiche kompakte Drüsenknospen, die zum Teil noch sogar intraepithelial liegen.

Unterhalb der eben besprochenen Zone des Stratum spongiosum folgt dann eine kräftige, aus dicht gelagerten kollagenen Bindegewebsfibrillen bestehende Membran, die Anlage des Stratum compactum des Coriums (s. Abb. 4 *b*, *sc*). Sie ist unter der Rückenhaut kräftiger entwickelt als unter der Epidermis des Armes.

Bis zu welchem Grade wird nun dieser vorausgehend geschilderte Stand der Entwicklung, den die Kontrolltiere kurz nach Durchbruch ihrer Vorderbeine darbieten, von den durch Schilddrüsenfütterung frühzeitig zur Metamorphose gebrachten Tieren erreicht?

Zur Beantwortung dieser Frage sollen zunächst in chronologischer Reihenfolge die Befunde zusammengestellt werden, die bei den im Laufe des Versuches A fixierten Tieren erhoben werden konnten. Auf den Verlauf des Versuches selbst wird dabei nicht näher eingegangen, da es die Zahlenbezeichnungen der einzelnen Kaulquappen ohne weiteres ermöglichen, die entsprechenden Daten des Versuchsprotokolls nachzuschlagen (s. Mitteilg. I, Seite 583—592).

22. IV. 21. Nr. 3016—3018. Die Extremitätenanlagen bestehen aus kleinen, halbkugeligen Höckern, die von zweischichtigem, einer deutlich sichtbaren Basalmembran aufliegendem Epithel überkleidet sind. Das Mesenchym ist sehr zellreich; die Kerne liegen in der Knospe ziemlich gleichmäßig verteilt, ohne daß an irgendeiner Stelle eine als Skelettanlage zu deutende stärkere blastematöse Zusammenlagerung aufzufinden wäre (Abb. 5). Zwischen den dicht gescharten Zellen des Mesenchyms sind als kleine helle Lücken vereinzelte Blutgefäße zu erkennen, die an Ort und Stelle aus dem Mesenchymgewebe entstehen; irgendwelche von außen in die Knospe eindringende Gefäßsprossen konnten nicht aufgefunden werden. In den Serienschnitten des caudalen Teiles der Knospe ist der Plexus brachialis sichtbar, der schon eine ganze Strecke weit in das Mesenchymgewebe eingedrungen ist; auch die Gabelung in einen Ramus brach. sup. und inf. ist bereits zu erkennen. Das Gewebe der Extremitätenknospen ist auf diesem Entwicklungsstadium meist frei von Pigmentzellen; doch kommen Ausnahmen vor; so finden sich z. B. in dem in Abb. 5 wiedergegebenen Schnitt durch die Vorderbeinanlage von Nr. 3017 einzelne verästelte Melanophoren.

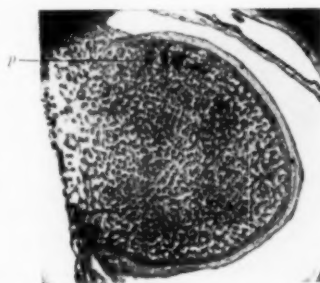


Abb. 5. Nr. 3017 (Gruppe a: Kontrolle). Horizontalschnitt durch die Mesenchymknospe der vorderen Extremität. Die Mesenchymzellen sind gleichmäßig verteilt. Von einer blastematösen Skelettanlage ist noch nichts zu sehen. *p* Pigmentzellen. Vergr. 1:100 (aufgen. mit Zeiss-Phoku).

23. IV. Nr. 3019 (Gr. a: Kontr.), Nr. 3020 (Gr. c: 1 × Th). Die Extremitätenanlagen der beiden Tiere lassen keinen wesentlichen Unterschied gegenüber dem Befund des vorausgehenden Tages erkennen.

Um den Einfluß auf die Zellvermehrung festzustellen, werden in den oberen und unteren Extremitätenanlagen die Kernteilungsfiguren ausgezählt. Dabei ergeben sich folgende Zahlen:

| | Obere Extremität | | Untere Extremität | |
|----------|------------------|-------|-------------------|-------|
| | rechts | links | rechts | links |
| Nr. 3019 | 10 | 4 | 2 | 1 |
| Nr. 3020 | 14 | 13 | 3 | 1 |

Bei dem Schilddrüsentier ist demnach eine Vermehrung der Zellteilungen festzustellen. Die Zunahme ist jedoch so gering, daß sie noch innerhalb individueller Schwankungen gelegen sein könnte.

25. IV. Nr. 3032 (Gr. a: Kontr.); Nr. 3024 (Gr. c: $1 \times \text{Th}$). Die Beinknospen des Schilddrüsentieres (Abb. 6 b) sind etwas größer und walzenförmig, während sie bei dem Kontrolltier noch halbkugelig gestaltet sind (Abb. 6 a). Anlagen von Skeletteilen sind weder bei der Kontrolle noch bei der Schilddrüsenlarve zu sehen. Die Kerne liegen

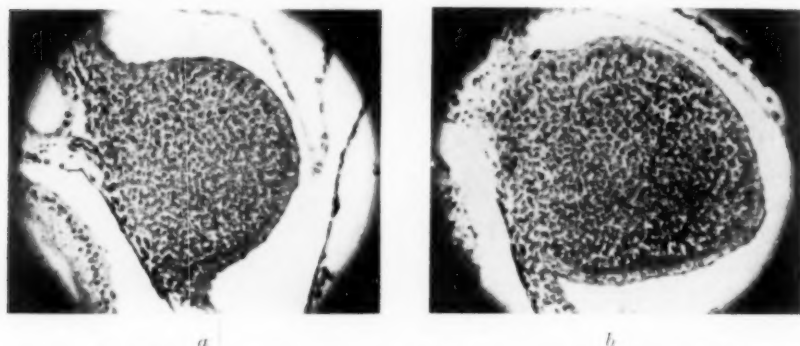


Abb. 6. a Nr. 3023 (Gruppe a: Kontrolle). Horizontalschnitt durch die halbkugelige Anlage des linken Vorderbeines. Vergr. 1:100. b Nr. 3024 (Gruppe c: $1 \times \text{Th}$). Degl. Die Beinknospe ist größer, walzenförmig. Die Mesenchymzellen sind aber auch hier gleichmäßig verteilt. Die Gefäßlücken treten bei Nr. 3024 deutlicher hervor. Vergr. 1:100 (aufgen. mit Zeiss-Phoku).

dicht und gleichmäßig verteilt, nur bei Nr. 3024 bilden sie unmittelbar unter dem Epithel eine fast epithelartig geschlossene Schicht. Die Gefäße sind in den Extremitätenknospen der Schilddrüsenlarve stärker erweitert, wodurch sie deutlicher hervortreten.

Von besonderem Interesse ist die Auszählung der Kernteilungen im Bereich der oberen und unteren Extremitäten. Sie ergibt:

| | Obere Extremität | | Untere Extremität | |
|----------|------------------|-------|-------------------|-------|
| | rechts | links | rechts | links |
| Nr. 3023 | 17 | 13 | 3 | 2 |
| Nr. 3034 | 80 | 70 | 94 | 105 |

Daraus geht hervor, daß in den Beinanlagen unter dem Einfluß der Schilddrüsenfütterung eine überaus starke Zunahme der Zellteilungen eingetreten ist.

26. IV. Nr. 3027 (Gr. b: Kontr.); Nr. 3026 (Gr. c: $2 \times$ Th). Die Dehnung der Blutgefäße hat bei Nr. 3026 noch weiter zugenommen. Sie kann im übrigen nicht durch Stauung bewirkt sein, da die Gefäße trotz ihrer Weite nur wenig Blutkörperchen enthalten. Abb. 7 zeigt die Gabelung eines großen Gefäßes im caudalen Teil der linken Vorderbeinknospe. Abgesehen davon besteht in der Struktur der Extremitätenanlagen zwischen beiden Gruppen noch kein wesentlicher Unterschied.



27. IV. Nr. 3029 (Gr. a: Kontr.); Nr. 3028 (Gr. d: $2 \times$ Th); Nr. 3030 (Gr. e: $2 \times$ Th). Im histologischen Befund ist keine weitere nennenswerte Änderung eingetreten.

Die Steigerung der Zellteilungstätigkeit bei den Schilddrüsentieren hat sich, wie nachfolgende Tabelle zeigt, noch weiter verstärkt.

| | Obere Extremität | | Untere Extremität | |
|----------|------------------|-------|-------------------|-------|
| | rechts | links | rechts | links |
| Nr. 3029 | 12 | 22 | 7 | 5 |
| Nr. 3028 | 113 | 154 | 188 | 186 |
| Nr. 3030 | 193 | 150 | 581 | 580 |

Die Extremitätenanlage von Nr. 3141, die auf dem Schnittbild eine längliche, vorne zugespitzte Form zeigt (s. Abb. 8b), unterscheidet sich schon durch ihre Größe deutlich von der kleineren noch halb-kugelig geformten Knospe der Kontrollarve (s. Abb. 8a). Beim Schilddrüsentier macht sich überdies im Mesenchym eine axial gelegene Zellverdichtung bemerkbar, die durch den Mangel an Gefäßen gegenüber der sie umgebenden, gut vascularisierten Zone noch betont wird. Sie entspricht der Anlage des Humerus, der nach den Untersuchungen von Braus (09) in dieser Weise von allen Skeletteilen der vorderen Extremität zuerst sichtbar wird. Die starke Dilatation der Gefäße in der Beinknospe des Schilddrüsentieres tritt wieder sehr deutlich hervor. Charakteristisch ist die auch bei beiden Abbildungen schon erkennbare Veränderung der Lagebeziehungen zur Vorniere. Während die Vorderbeinknospe der Kontrollarve auf dem Querschnittsbild noch ventral von der Vorniere liegt, ist die Anlage der Thyreoidealarve stark nach dorsal verschoben, so daß ihre Basis in gleicher Höhe mit der Vorniere ge-

legen ist. Diese Lageänderung entspricht jener, wie sie bei normalen Verlauf der Entwicklung bekannt ist. Bemerkenswert ist die Kontrak-

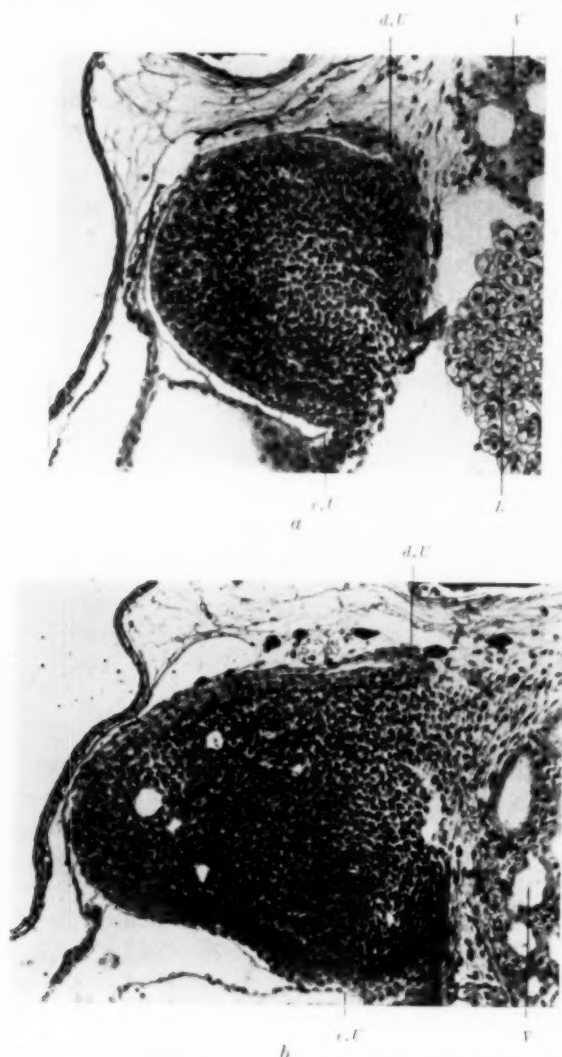


Abb. 8. *a*: Nr. 3140 (Gruppe *a*: Kontrolle). *a* Horizontalschnitt durch die rechte Anlage des Vorderbeines. Vergr. 1:100. *b*: Nr. 3141 (Gruppe *c*: 2 \times Th). Desgl. Die Extremitätenanlage des Schilddrüsentieres ist größer und, wie ihre Form und die axiale Zellverdichtung zeigt, auch weiter differenziert. *V* Vorniere; *L* Leber; *d.U* dorsale Umschlagstelle, *v.U* ventrale Umschlagsstelle des Ektoderms. Vergr. 1:100.

tion der Melanophoren des Schilddrüsentieres, während die der Kontroll-larve expandiert erscheinen.

30. IV. Nr. 3158 (Gr. c: $2 \times \text{Th}$). Die Zellverdichtung der Humerusanlage hat sich verstärkt. Von der verbreiterten Basis der Anlage zieht entsprechend der späteren Scapula eine Zellverdichtung dorsalwärts. Sowohl im Epithel wie Mesenchym fällt die außergewöhnlich große Zahl der Mitosen auf.

2. V. Nr. 3163 (Gr. a: Kontr.); Nr. 3164 (Gr. c: $2 \times \text{Th}$). In der noch kleinen, etwas zugespitzten Knospe der Kontrollkaulquappe (Abb. 9a) ist nunmehr eine axial gelegene Zellverdichtung zu sehen, die Anlage des Humerus. Eine ganz andere Höhe der Entwicklung

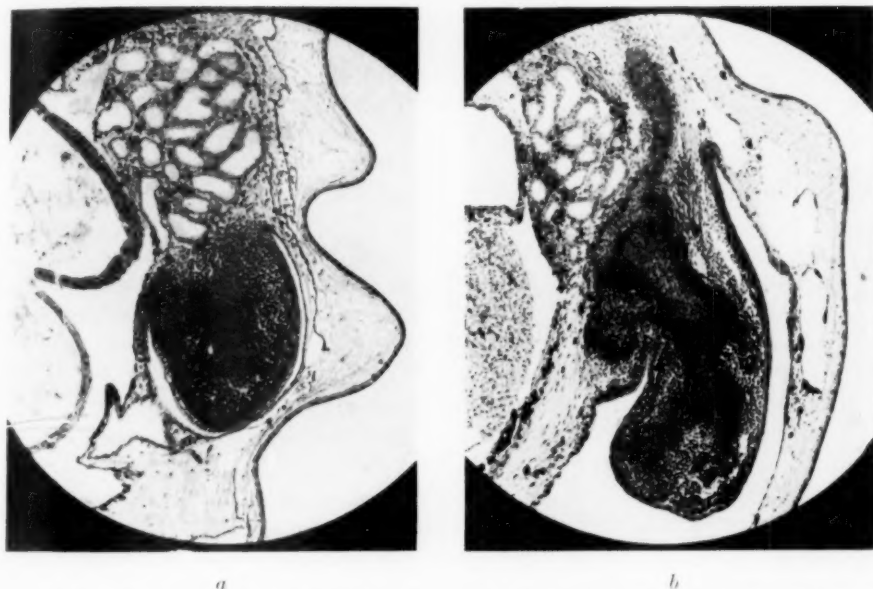


Abb. 9. a Nr. 3163 (Gruppe a: Kontrolle). Horizontalschnitt durch die Vorderbeinanlage. Die Anlage des Humerus ist als blastematische Zellverdichtung eben zu erkennen. Vergr. $1:50$. b Nr. 3164 (Gruppe c: $2 \times \text{Th}$). Desgl. Der Vorsprung der Schilddrüsentierte in der Entwicklung kommt deutlich zum Ausdruck.

hat während der letzten Tage dagegen die Vorderbeinanlage der Schilddrüsenlarve erreicht. Schon in der Außenkontur macht sich der starke Unterschied bemerkbar. Während die des Kontrolltieres noch die Form eines kleinen Würchens zeigt, weist die erheblich längere Anlage der Schilddrüsenlarve bereits die charakteristische Krümmung der Ellbeuge auf. An der plattenartigen Verbreiterung des distalen Endes aber ist die Gliederung in Arm, Hand und Fingerstrahlen deutlich gekennzeichnet. Dem entspricht auch die gewebliche Differenzierung im Innern der Anlage (s. Abb. 9b). Der Humerus besteht in ziemlicher Länge aus Vorknorpel; desgleichen sind auch in den getrennt ver-

laufenden blastematösen Anlagen von Radius und Ulna, die in den abgebildeten Schnitten der Serie nur teilweise getroffen sind, Vorknorpelkerne ausgebildet. Carpalia, Metacarpalia und Fingerstrahlen sind in den folgenden Schnitten als dichte Zellanhäufungen angelegt. In gleicher Weise wie die Entwicklung des Armskelettes ist auch die des Schultergürtels durch die Schilddrüsenwirkung beschleunigt. Dabei eilt, wie auch bei der Darstellung der normalen Entwicklung seitens aller Autoren angegeben wird, der dorsale Teil dem ventralen in der Entwicklung voraus. Die geschlossene Anlage der Scapula und Suprascapula (im abgebildeten Schnitt ist sie in ihrer ganzen Ausdehnung nicht getroffen) läßt sich dorsalwärts bereits bis zur dorsalen Stammmuskulatur verfolgen. Zum großen Teil besteht sie, insbesondere im Bereich des späteren Scapulateiles schon aus Vorknorpel. Die Form des Acetabulums ist deutlich erkennbar, obwohl Gelenkpfanne und Humeruskopf, wie auch die übrigen Skeletteile noch kontinuierlich durch blastematöses Zwischengewebe verbunden sind. Die Abgrenzung der einzelnen Skeletteile wird nicht nur durch die verschiedene Dichte der Gewebe ermöglicht, sondern auch durch die verschiedene Form der Kerne, die bei der vorliegenden Schnitttrichtung in der Gegend des späteren Gelenkes rundlich, im Bereich des Acetabulums dagegen oval sind und mit ihrer Längsachse parallel zur Scapula und senkrecht zur Oberarm-längsachse liegen. In unmittelbarer Verbindung mit dem Acetabulum steht der ventrale Teil des Brustschulterapparates, der noch eine zusammenhängende Blastemverdichtung darstellt, die in ihrer Mitte von dem N. supracoracoideus durchbohrt wird. Die ventrale Anlage des Brustschulterapparates ist noch wenig umfangreich. Eine Gliederung in ihre einzelnen Abschnitte ist noch nicht eingetreten. Die dem Skelett des Schultergürtels wie des Humerus zugehörigen Muskelgruppen sind in ihren Anlagen bereits deutlich abzugrenzen.

Das die Extremität bekleidende Epithel ist zweischichtig; über der kubischen Basalschicht liegt noch eine zweite, die von abgeplatteten Zellen gebildet wird. An der dorsalen Umschlagsfalte sowie im Bereich des ventralen Wulstes über der Anlage des Brustschulterapparates weist das Epithel meist drei Zellagen auf. Drüsenanlagen sind unter dem Epithel der vorderen Extremität noch nicht sichtbar, dagegen finden sie sich in der Epidermis des Rückens schon in reichlicher Zahl und zwar teils in Form kugeligter Zellkomplexe noch innerhalb des Epithelverbandes, teils als kleine, unter das Epithel verlagerte rundliche Knospen (vgl. Abb. 10 a und b), Entwicklungsformen, wie sie von *Maurer* bei der normalen Entwicklung der Hautdrüsen beschrieben wurden. Die Anlagen sind aber noch kompakt gebaut. Die Ausbildung eines Drüsenhohlraumes ist noch nicht nachzuweisen. Zwischen den Epithelzellen der Epidermis trifft man zahlreiche Pigmentzellen. Auch

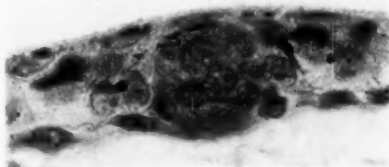
in den Epithelzellen selbst finden sich oft reichliche Pigmentkörnchen. Die im subepidermalen Bindegewebe liegenden Melanophoren sind bei der Schilddrüsenlarve im Bereich des Rumpfes ähnlich wie bei Nr. 3141 wieder stark kontrahiert, während sie bei der Kontrollarve eine dünne, kontinuierliche Pigmentlamelle bilden. Auch unter dem Peritonealepithel fallen bei Nr. 3164 die stark kontrahierten, großen Pigmentzellen auf (vgl. Abb. 9a und b). Unter dem Epithel der Streckseite der Extremität liegen des öfteren stark verästelte pigmentreiche Melanophoren. Von Interesse ist ferner die in Abb. 9b hervortretende starke Ausbildung der subcutanen Lymphräume. Die Vorniere ist bei Nr. 3164 noch gut erhalten.

4. V. Nr. 3172 (Gr. a; Kontr.); Nr. 3173 (Gr. c; $2 \times$ Th). Der mikroskopische Befund stimmt, was die vordere Extremität betrifft, im großen und ganzen mit dem des vorausgehenden Tages überein.

5. V. Nr. 3176 (Gr. d; $2 \times$ Th). Die bei Nr. 3164 als vorknorpelig beschriebenen Skelettanlagen sind nunmehr knorpelig ausgebildet.

7. V. Nr. 3177 (Gr. a; Kontr.); Nr. 3178 und 3179 (Gr. d; $2 \times$ Th). Die gewebliche Differenzierung ist bei beiden Schilddrüsentieren jener des Kontrolltieres weit überlegen. Bei Nr. 3178 zeigt sich in der Diaphyse des knorpeligen Humerus schon eine zarte perichondrale Knochenhülle. Procoracoid und Coracoid treten zum Teil knorpelig,

zum Teil vorknorpelig deutlich hervor, bei Nr. 3179 besser als bei Nr. 3178, obwohl bei letzterem die Skeletteile der Extremität kleiner und schlechter differenziert sind. Das Epicoracoid ist als blastematöse, beide Knorpelspannen verbindende Anlage zu erkennen. Dadurch erscheint das Foramen obturatum bereits deutlich abgegrenzt. Bei Nr. 3178 ist nur das linke, bei Nr. 3179 dagegen linkes und rechtes Vorderbein durchgebrochen, obwohl die Extremitätenstummel bei letzterem kleiner und schlechter differenziert sind. Größe und Differenzierungsgrad der Extremität ist demnach für den Durchbruch nicht maßgebend. Auch bei Nr. 3179 hat die Differenzierung der Skeletteile des Vorder-



a



b

Abb. 10. Nr. 3164 (Gruppe c; $2 \times$ Th). Hautdrüsenanlagen aus der Rückenhaut. a Kugelige, noch innerhalb des Epithels gelegene Drüsenanlage. b Unter das Epithel verlagerte, aber noch kompakte Drüsenknospe. Vergr. 1:700

armes und der Hand den bei Nr. 3164 beobachteten Grad der Entwicklung noch nicht völlig erreicht. Dagegen sind bei Nr. 3179 nunmehr auch im Bereich des Vorderarmes Hautdrüsenanlagen aufzufinden.

9. V. Nr. 3181 (Gr. a: Kontr.); Nr. 3182 (Gr. c: $2 \times$ Th). Die Anlagen der Kontrolle sind noch rein mesenchymatös; außer der Zellverdichtung des Humerus ist eine sich dorsalwärts erstreckende, noch nicht sehr dichte Zellaussaat für die Scapulaanlage, sowie der Wulst für die ventrale Schultergürtelanlage aufgetreten. Bei dem Thyreoidentier ist das linke Vorderbein durchgebrochen, das rechte ist im Durchbruch begriffen. Dabei ist zu beobachten, daß sich die Hautdecke des Peribranchialraumes an keiner Stelle straff über die zudem noch recht kleine, einer aktiven Muskelbewegung noch unfähigen Extremität spannt, sondern immer durch einen deutlichen Zwischenraum davon getrennt ist. Das Perforationsloch ist nicht über der höchsten Erhebung der Extremität sondern ventral und caudal davon aufgetreten. Auch diese histologische Beobachtung lehrt also, daß die Resorption der Opercularmembran nicht mechanisch, durch Druck seitens der Extremitätenanlage veranlaßt wird. In den noch sehr kernreichen und sarkoplasmaarmen Muskelanlagen des Schultergürtels sind schon quergestreifte Myofibrillen festzustellen. Scapula, Suprascapula, Coracoid, Humerus, Radius und Ulna sind knorpelig ausgebildet, das Procoracoid vorknorpelig, ebenso die Carpalia. Epicoracoid und Fingerstrahlen stellen mesenchymatöse Zellverdichtungen dar.

11. V. Nr. 3207 (Gr. a: Kontr.), Nr. 3208 (Gr. c: $2 \times$ Th). Der entwicklungsbeschleunigende Einfluß der Schilddrüsenfütterung hat sich noch weiter verstärkt. Die Vorderbeinanlage des Kontrolltieres besitzt äußerlich noch die Form eines leicht gekrümmten, vorne zugespitzten im übrigen aber undifferenzierten Stummels. Bei der histologischen Untersuchung ergibt sich, daß der Humerus, wie auch Abb. 11 a zeigt, eben in vorknorpeliger Ausbildung begriffen ist; die übrigen Skeletteile, wie Vorderarmknochen, dorsaler Teil des Brustschulterapparates, sowie einzelne Carpalia sind erst als undeutlich abgegrenzte Zellverdichtungen zu erkennen. Die Anlage des ventralen Brustschulterapparates stellt nur eine sich wulstartig vorwölbende ungliederte Blastenmasse dar.

Eine ganz andere Stufe der Differenzierung ist bei dem zweimal mit Schilddrüse gefütterten Versuchstier Nr. 3208 erreicht, bei dem das aus dem Perforationsloch herausstehende rechte Vorderbein schon äußerlich eine deutliche Gliederung in Oberarm, Unterarm und Hand mit Fingerstrahlen erkennen läßt. Bei der histologischen Untersuchung zeigt sich dann, daß nicht nur das Skelett des Armes, sondern auch der ganze Brustschulterapparat eine entsprechende Höhe der Ausbildung erreicht hat. Derselbe ist zum größten Teil schon knorpelig ausgebildet,

am mächtigsten im dorsalen Abschnitt, dessen Spitze, wie Abb. 11 c zeigt, bis in die Nähe des Wirbelquerfortsatzes reicht. Gegen das Acetabulum zu geht das Knorpelgewebe der Suprascapula in den

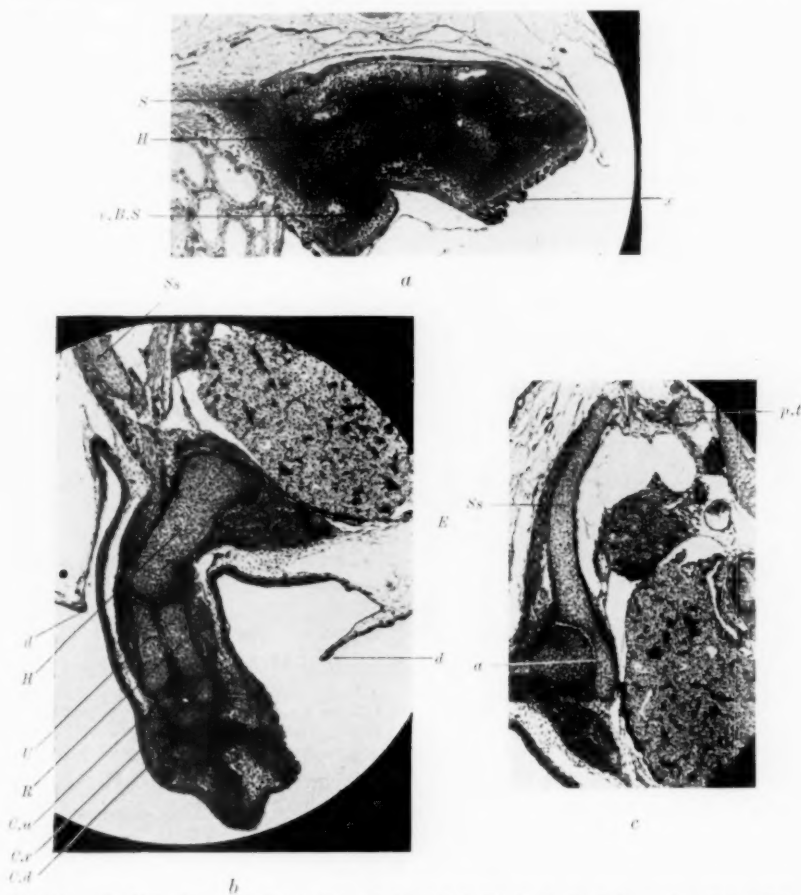


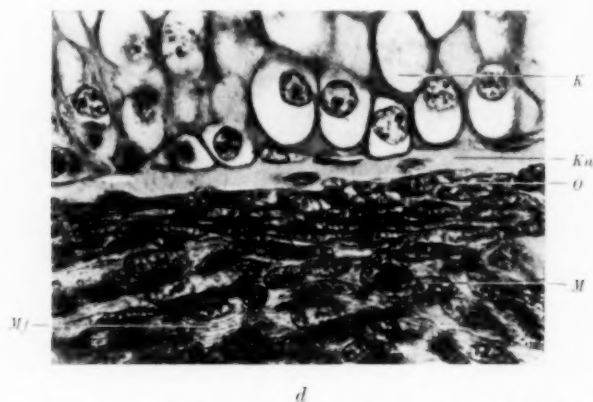
Abb. 11 a. Nr. 3207 (Gruppe a: Kontrolle). Horizontalschnitt durch die linke vordere Extremität. *H* vorknorpelige Humerusanlage; *S* Scapulaanlage; *v.B.S* ventraler Brustschultergürtelwulst. Bei *x* ist die Oberfläche der Extremitätenanlage durch eine Scharte des Mikrotommessers etwas beschädigt. Vergr. 1:50.

Abb. 11 b. Nr. 3208 (Gruppe c: 2×Th). Horizontalschnitt durch die Anlage des rechten Vorderbeines. Bei *d* ist die Randfalte des Perforationsloches zu erkennen. *H* Humerus; *U* Ulna; *R* Radius; *C.u* Carpale ulnare; *C.r* Carpale radiale; *C.d* Carpale distale; *E* Epicoracoid; *Ss* Suprascapula. Vergr. 1:50.

Abb. 11 c. Nr. 3208 (Gruppe c: 2×Th). Horizontalschnitt durch die Anlage des linken Brustschulterapparates. *p.t* Processus transversus; *a* Acetabulum. Vergr. 1:50.

dickeren Scapulateil über. Die Knorpelzellen dieses Abschnittes sind bereits größer und blasiger. In der Gelenkpfanne sind die einzelnen Knorpelanlagen bereits einheitlich verschmolzen.

Vom ventralen Brustschulterapparat ist das Procoracoid als ziemlich breite Knorpelspange ausgebildet, die ventral in die schmälere Knorpelleiste des Epicoracoids übergeht, deren Querschnitt sowohl auf Abb. 11 *b* wie *c* zu erkennen ist. Das Coracoid konnte hingegen, überraschenderweise, nur in Form eines schmalen, zell- und faserreichen Stranges nachgewiesen werden, der sich vom Epicoracoid zum Acetabulum spannt und damit das Foramen obturatum caudalwärts begrenzt. Dieses Verhalten konnte bei Schilddrüsentieren noch mehrmals beobachtet werden, während bei den untersuchten normalen Larven das Coracoid niemals fehlte, sondern das Procoracoid an Masse stets übertraf. Aus dem Verhalten des Epicoracoids bei den Schilddrüsentieren ist zu folgern, daß das Epicoracoid selbständig und nicht lediglich



d

Abb. 11 *d*. Nr. 3208. Humerusdiaphyse bei starker Vergrößerung. *K* Knorpel; *Ku* Knochen; *O* Osteoblasten; *M* Myoblasten mit deutlich sichtbaren quergestreiften Myofibrillen (*Mf*). Vergr. 1 : 1000.

durch Auswachsen des Coracoidknorpels entstehen kann. Die Länge des ventralen Brustschulterapparates von der Mitte des Acetabulums bis zur Vorderkante des Epicoracoids mißt 310 μ ; die Länge des dorsalen Abschnittes bis zur Spitze der Suprascapula: 690 μ ; die größte Dicke des Procoracoids: 59 μ , die der Scapula, unmittelbar dorsal der Gelenkpfanne: 84 μ . Die ventralen Kanten des Brustschultergürtels haben sich einander zwar etwas genähert, sind aber zur Zeit noch durch einen ziemlich beträchtlichen Zwischenraum voneinander getrennt.

Das Knorpelmodell des Oberarmknochens, dessen Kopf mit dem Knorpel des Acetabulums noch durch Zwischengewebe verbunden ist, wird in seiner Diaphyse von einer Knochenhülle umschlossen, in deren Bereich der Knorpel großblasige Beschaffenheit aufweist. Das dem neugebildeten Knochengewebe aufliegende Perichondrium ist allgemein kernreich (Abb. 11 *d*); die Kerne liegen so dicht beisammen, daß

es kaum möglich ist zwischen ihnen noch Protoplasma und Differenzierungsprodukte zu erkennen. Die Länge des Humerus mißt $480\ \mu$, seine Dicke in der Diaphyse $88\ \mu$; das Verhältnis von Dicke zu Länge ist wie 1 : 5,4.

Auch Radius und Ulna besitzen schon perichondrale Knochenhülsen, deren Dicke allerdings noch sehr gering ist. Im übrigen verlaufen sie in ihrer ganzen Ausdehnung noch völlig getrennt. Im Bereich der Hand sind auf Abb. 11 *b* besonders deutlich die Knorpelkerne des Carpale radiale, ulnare und distale zu sehen. Zwischen ihnen tritt als helle Lücke das Foramen carpeum hervor. Die Kerne der übrigen Carpalia wie die der Metacarpalia sind vorknorpelig angelegt. Sie stehen untereinander wie auch mit den erst blastematös angelegten Fingerstrahlen durch zellreiches Zwischengewebe in kontinuierlichem Zusammenhange.

Die Muskelanlagen grenzen sich bis in den Vorderarm herab als gesonderte Gruppen deutlich vom umgebenden Mesenchymgewebe ab. Am weitesten ist ihre Differenzierung im Bereich des Schultergürtels vorgeschritten; hier lassen sich bei starker Vergrößerung schon reichlich Myofibrillen erkennen. In der Umgebung des Humerus sind die Anlagen noch sehr kernreich und protoplasmaarm. Myofibrillen sind aber auch hier schon deutlich sichtbar (Abb. 11 *d*). Bei der Kontrolllarve lassen sich die Muskelanlagen dagegen selbst im Bereich des Schultergürtelblastems noch in keiner Weise aus der Zellverdichtung abtrennen.

Die subepidermale Pigmentschicht ist auf der Streckseite schon ziemlich kräftig ausgebildet. Die Anlagen der Hautdrüsen treten nunmehr auch im Bereich des Vorderbeines auf. Einen weiteren Unterschied gegenüber der Kontrolle bedeuten die weiten, gut entwickelten, subkutanen Lymphsäcke.

18. V. Nr. 3226 (Gr. a : Kontr.). Nr. 3227 und 3228 (Gr. c : $2 \times$ Th). Die absolute Größe der Extremitätenanlagen der Kontrollkaulquappe ist nunmehr größer als die des Schilddrüsentieres. Trotzdem ist der Entwicklungsunterschied zwischen beiden noch nicht ausgeglichen. Am deutlichsten tritt diese Differenz in der Ausbildung des Brustschulterapparates und der Gelenke hervor. Während bei Nr. 3228 der das Foramen obturatum umschließende Skelettrahmen schon vollkommen knorpelig geschlossen ist, ist das Procoracoid der Kontrolllarve noch kurz und erst im Beginne der Verknorpelung begriffen. Besser ist bei dem Kontrolltier die Ausbildung des Coracoidknorpels; die Verbindung zwischen den beiden genannten Spangen wird aber erst durch einen schmalen Blastemstreifen hergestellt. Bei Nr. 3227 besteht dagegen das Coracoid nur aus einem sehr schwächlichen Knorpelstück, während das Procoracoid und Epicoracoid verhältnismäßig kräftig entwickelte Knorpelstücke darstellen.

Auch am dorsalen Abschnitt des Brustschulterapparates sind zwischen Kontrollarve und Schilddrüsentieren beträchtliche Unterschiede zu beobachten. Bei der Kontrolle ist die Suprascapula erst als Zellverdichtung zu erkennen, die Knorpelzentren von Scapula, Procoracoid und Coracoid sind in der Gelenkpfanne erst unvollständig vereinigt, während bei den Schilddrüsentieren bereits eine einheitliche Knorpelanlage von der dorsalen Spitze der Suprascapula bis zum Epicoracoid vorliegt. Die Gelenkhöhle des Schultergelenkes ist bei Nr. 3228 durch flach abgeplattete Zellen und feine, dazwischen gelegene Spalt-räume ganz gut erkennbar; bei der Kontrollarve fließt dagegen das Blastem des Acetabulum noch kontinuierlich mit dem des Humerus zusammen. Zum Teil ist hier die Verbindung zwischen den Skelettstücken noch knorpelig, so wie es auch *Braus* bei der Entwicklung des Extremitätenskelettes von *Bombinator* beschreibt.

Der Humerus ist, wie aus den nachfolgenden Massen hervorgeht, bei der Kontrolle, absolut genommen, größer. Länge und Dicke des Humerus: Nr. 3226: 520 μ und 88 μ ; Nr. 3227: 344 μ und 97 μ ; Nr. 3228: 410 μ und 113 μ . Das Verhältnis der Dicke zur Länge ist bei Nr. 3226 wie 1 : 5,9 bei Nr. 3227 wie 1 : 3,5 und bei Nr. 3228 wie 1 : 3,6. Schon jetzt wird also bei den Thyreoideatieren das Mißverhältnis zwischen Dicke und Länge bemerkbar, das später noch viel deutlicher hervortritt. Aus einem Vergleich zwischen den Maßzahlen und dem Stand der Entwicklung geht hervor, daß beim Skelett das Erreichen einer bestimmten Größe nicht auch gleichzeitig mit dem Erreichen eines bestimmten Differenzierungsgrades verknüpft zu sein braucht. Gegenüber dem Schilddrüsentier Nr. 3208 ist die Ausbildung des perichondralen Knochens am Humerus und den Vorderarmknorpeln bei den beiden Schilddrüsentieren Nr. 3227 und 3228 etwas zurückgeblieben. Das gleiche ist hinsichtlich der Ausbildung des Handskelettes der Fall.

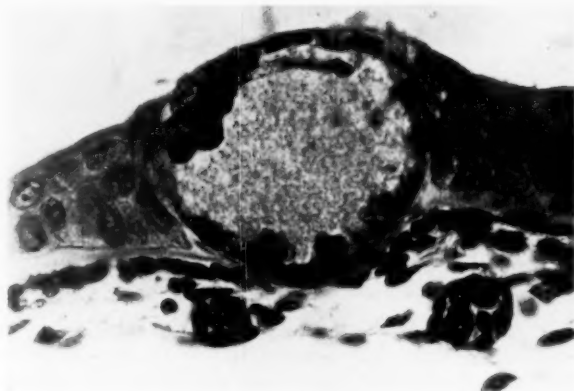
Sehr beträchtlich ist noch immer der Unterschied in der Entwicklungshöhe der Hautdrüsen. Während die Epidermis der ersteren in ihrem Aufbau noch durchaus larvalen Charakter besitzt, sind bei den Schilddrüsentieren am Arm wie am Rücken zahlreiche Hautdrüsenanlagen vorhanden. In ihrer Entwicklung haben sie besonders im Bereich der Rückengegend gegenüber dem in Abb. 10 (Nr. 3208) wiedergegebenen Stadium erhebliche Fortschritte gemacht. Abb. 12 a gibt einen mittleren Durchschnitt durch eine Schleimdrüsenanlage wieder. Der Hohlraum der Bläschen erscheint leer, die Drüsenzellen sind als kubische, mit wandständigen Kernen versehene Zellen gut abzugrenzen. Der Ausführungsgang ist noch nicht entwickelt; zu seiner Bildung dienen die am oberen Pol der Bläschen gelegenen, deutlich sichtbaren platten Zellen. Das Epithel ist über der Drüsenanlage verschmälert, zieht aber ohne Vorbuchtung glatt über die Anlage hinweg. Das subepi-

dermale Bindegewebe ist noch sehr zart. Bei *c* ist die erste Andeutung eines Stratum compactum in Form einer zarten bindegewebigen Lamelle sichtbar.

Bei einer zweiten Art von Drüsenanlagen ist das Innere der Bläschen mit Gerinnsel und Körnchen gefüllt. Die Zellgrenzen zwischen den einzelnen Drüsenzellen sind völlig verwischt. Als Beispiel dafür diene



a



b

Abb. 12. Nr. 3228 (Gruppe *c*; 2×Th). *a* Schleimdrüsenanlage aus der Rückenhaut. Drüsenhohlraum leer. Ausführungsgang noch nicht ausgebildet. *c* erste Anlage des Stratum compactum. Vergr. 1:600. *b* Körnerdrüsenanlage aus der Rumpfhaut, bei der die reguläre Verlagerung unter das Epithel ausgeblieben ist. Drüsenhohlraum mit Sekret gefüllt. Zellgrenzen zwischen den Drüsenzellen nicht sichtbar. Vergr. 1:600.

Abb. 12 *b*, die jedoch insofern noch eine Besonderheit zeigt, als hier die Verlagerung der Anlage unter das Epithel ausgeblieben ist, ein Vorkommnis, das bei den Schilddrüsentieren des öfteren zu beobachten ist. Das aufgeblähte Drüsenbläschen liegt dann zum größten Teil noch innerhalb des Epithels, das sich an den Seitenrändern anstaut und nur in dünner einschichtiger Lage über das, die Oberfläche vorwölbende Bläschen hinwegzieht. Diese Art der Hemmungsmißbildung, die auf eine unvollständige Verlagerung der Knospe zurückgeht, ist insbesondere

bei jenen Schilddrüsentieren zu beobachten, bei welchen nach anfänglich starker Entwicklungsbeschleunigung die Thyreoideawirkung vor Erreichung des Höhepunktes allmählich wieder abklingt, wodurch eine Mischung larvaler und postlarvaler Merkmale zustande kommt. Dieser Zustand kann dann lange Zeit hin erhalten bleiben. Es ist, wie wenn der Organismus infolge der vorher eingetretenen Veränderungen nicht mehr die nötige Kraft hätte, die begonnenen Prozesse zu Ende zu führen.

Diese Vermengung larvaler und definitiver Merkmale zeigt sich nicht nur an der Ausbildung der Hautdrüsen, sondern gibt sich auch an anderen Organen kund. Bei Nr. 3228 war sie schon makroskopisch an dem Vorhandensein eines langen, regelmäßig aufgewundenen Spiralarmes zu erkennen, dessen Epithel sich bei der histologischen Untersuchung als völlig larval gebaut erwies, während es bei Nr. 3227 den Charakter des definitiven zeigt. Auch die Vorniere ist bei Nr. 3228 noch leidlich gut erhalten, während sie bei Nr. 3227 bis auf eine kleine Ansammlung von Freßzellen und Zelltrümmern verschwunden ist. Trotzdem sind aber die Extremitäten bei Nr. 3228 weiter entwickelt und vor allem besser durchgebildet als bei Nr. 3227.

25. V. Nr. 3245 (Gr. a: Kontr.); Nr. 3246 (Gr. b: $2 \times \text{Th}$); Nr. 3247 und 3248 (Gr. c: $2 \times \text{Th}$ früh und $2 \times \text{Th}$ spät); Nr. 3249 (Gr. d: $2 \times \text{Th}$ früh); Nr. 3250 (Gr. e: $1 \times \text{Th}$ früh).

Zuerst soll der Stand der Entwicklung bei der Kontrollarve Nr. 3245 und der zu Versuchsbeginn einmal mit Schilddrüse gefütterten Larve Nr. 3250 geschildert werden. Wie das Protokoll zeigt, besteht *außerlich* zwischen beiden Tieren kein wesentlicher Unterschied. Nr. 3250 ist um 18 mg schwerer, doch fällt diese Differenz bei ihrer geringen Größe und im Vergleich zum Gesamtgewicht als individueller Unterschied nicht ins Gewicht. Die Extremitäten sind äußerlich bei dem Kontrolltier etwas größer, doch ist auch darauf kein besonderes Gewicht zu legen, da die Differenz völlig innerhalb der auch bei ganz unbeeinflussten Tieren einer Gruppe bestehenden Variationsbreite liegt. Zweifellos wird aber durch diesen Befund erwiesen, daß die am 22. V. stattgefundene einmalige Schilddrüsenfütterung keine länger anhaltende Entwicklungsbeschleunigung zur Folge hatte.

Der von beiden Tieren erreichte Entwicklungsstand läßt sich, was die vordere Extremität betrifft, folgendermaßen kurz zusammenfassen: Scapula und Acetabulum sind vollkommen knorpelig ausgebildet. Die Suprascapula, die, wie es für jugendliche Stadien charakteristisch ist, gegen die Medianlinie scharf abgeknickt auf der Scapula aufsitzt, reicht bis gegen die dorsale Stammuskulatur, wird aber noch aus sehr

zellreichem, kleinblasigem Knorpelgewebe gebildet (vgl. Abb. 13 *a* und 13 *b*). Procoracoid, Coracoid und Epicoracoid sind ebenfalls knorpelig ausgebildet. Dieser ganze ventrale Teil des Brustschulterapparates, dessen Länge von der Mitte des Acetabulums bis zur Vorderkante des Epicoracoids bei Nr. 3245 : 437 μ , bei Nr. 3250 : 378 μ mißt, ist jedoch noch recht klein, so daß er ventral noch nicht weit über die vordere Kante der Vorniere hinausreicht.

Die sekundären Knorpelbrücken zwischen Acetabulum und Humeruskopf sind resorbiert, die Gelenkspalten hier und am Ellbogengelenk besonders bei Nr. 3245 in Entstehung. Die Größe des Humerus hat

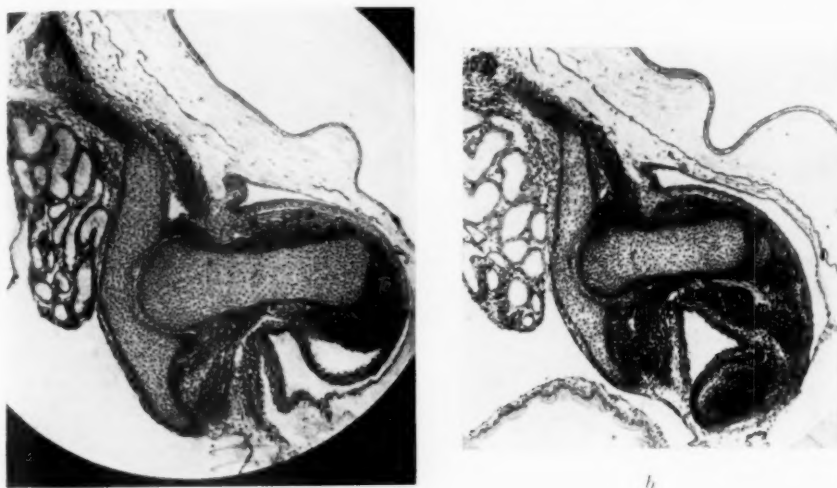


Abb. 13. *a* Nr. 3245 (Gruppe *a*; Kontrolle). Horizontalschnitt durch das linke Vorderbein in der Höhe des Coracoids. Vergr. 1:50. *b* Nr. 3250 (Gruppe *e*; 4 \times Th früh). Horizontalschnitt durch das linke Vorderbein in gleicher Höhe wie bei Nr. 3245. Die Entwicklung stimmt bei beiden weitgehend überein. Im Wachstum ist Nr. 3250 etwas zurück. Vergr. 1:50.

bei Nr. 3245 gegenüber dem Befund am 18. V. zugenommen. Seine Länge mißt bei 3245 : 647 μ , seine Dicke 126 μ ; bei Nr. 3250 : 487 μ bzw. 113 μ . Verhältnis von Dicke zu Länge wie 1 : 5,1, bzw. wie 1 : 4,3. Um die Diaphyse des Humerus von Nr. 3245 liegt ein zarter Knochenmantel, ebenso um Radius und Ulna; die beiden letzteren verlaufen auch in ihrem proximalen Teile noch völlig getrennt.

Carpale, radiale, ulnare, zentrale und distale *b*, *c* und *d* sind knorpelig, ebenso die Metacarpalia *b*, *c* und *d*. Die einzelnen, von Perichondrium umgebenen Knorpelzentren stehen durch blastematöses Zwischengewebe miteinander in Verbindung. Die Gelenkspalten sind hier noch nicht ausgebildet. Die Skelettmuskelanlagen weisen bis zu den kleinen

Handmuskelanlagen herab quergestreifte Myofibrillen auf. Hautdrüsenanlagen sind noch nicht sichtbar.

Wesentlich verschieden davon ist der Befund, der sich bei dem auf spätem Entwicklungsstadium zweimal mit Schilddrüse gefütterten Tier Nr. 3246 feststellen läßt. Schon äußerlich läßt sich, wie das Protokoll zeigt, eine wesentliche Entwicklungsbeschleunigung erkennen. Noch stärker tritt dieselbe bei der histologischen Untersuchung hervor. Sowohl Brustschulterapparat wie Extremitätenskelett sind wesentlich weiter entwickelt als bei den Kontrolltieren. Der ventrale Ab-

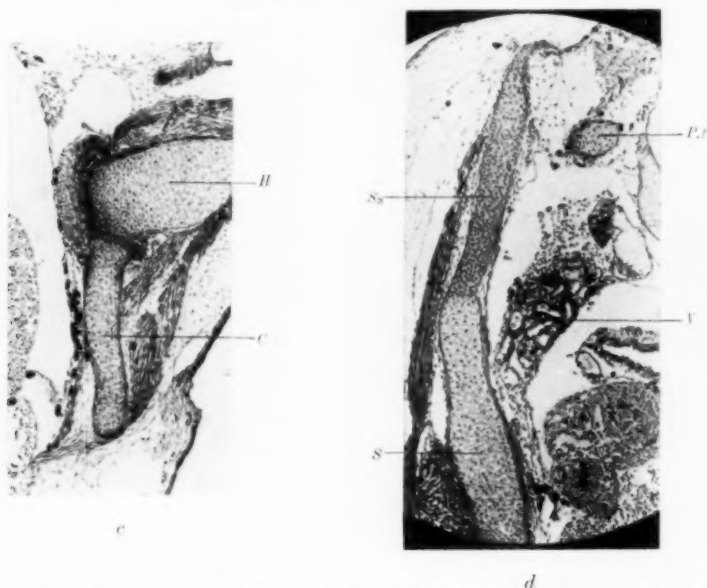


Abb. 13. *c* Nr. 3246 (Gruppe b: 3 \times Th spät). Horizontalschnitt durch den ventralen Abschnitt des linken Brustschulterapparates in der Höhe des Coracoids (*c*). Die Entwicklung ist erheblich weiter fortgeschritten als bei Abb. 13 *a* und *b*. *H* Humerus. Vergr. 1:50. *d* Nr. 3246. Horizontalschnitt durch rechte Scapula (*S*) und Suprascapula (*Ss*). *P.t* Processus transversus; *V* Vorniere. Vergr. 1:50.

schnitt des ersteren hat sich stark vergrößert: seine Länge von der Mitte des Acetabulums bis zur Vorderkante des Epicoracoids mißt 630 μ . Rechter und linker Gürtel haben sich der Mittellinie stark genähert, so daß die Vorderkanten der beiden Epicoracoids an der engsten Stelle nur noch 780 μ voneinander entfernt sind. Rechtes und linkes Epicoracoid werden hier schon durch einen straffen Bindegewebszug miteinander verbunden. Das Coracoid ist, wie Abb. 13 *c* erkennen läßt, kräftig entwickelt und von einer zarten Knochenhülle umschlossen. Seine Dicke beträgt 84 μ . Nicht so stark ist das Procoracoid, das ja auch normalerweise schwächer bleibt. Auf ihm liegt als

längliches, schmales Knochenstäbchen erkennbar, das in Bildung begriffene Thoracale.

Auch der dorsale Abschnitt des Brustschulterapparates hat sich stark vergrößert (vgl. Abb. 13 *a* mit Abb. 13 *d*). Die Scapula ist länger geworden, ihre Dicke ist auf 110 μ angestiegen. Auf ihrer Oberfläche setzt die Bildung von Knochengewebe ein. Das Knorpelgewebe nimmt großblasige Beschaffenheit an. Sehr deutlich grenzt sich davon das jugendliche Knorpelgewebe der Suprascapula ab, deren dorsale, leicht gebogene Kante erheblich über den Proc. transvers. der Wirbelsäule hinaus bis an die dorsale Stammmuskulatur reicht. Auf der Außenfläche ist die etwa 35 μ lange Knochenanlage des Cleithrums nachweisbar. Die bei Nr. 3245 und 3250 sichtbare Knickung hat sich weitgehend vermindert. Möglicherweise beruht dieser Ausgleich der Biegung auf einer Zugwirkung des der Außenfläche aufliegenden M. trapezius. Auf die starke Reduktion der ventral des Schulterblattes sichtbaren Vorniere sei nur in Kürze hingewiesen, da sie später noch eingehender beschrieben werden soll. Über die starke Weiterbildung des Schultergürtels bei Nr. 3246 orientiert auch ein Vergleich der Lagebeziehungen zur Vorniere an Hand der Abb. 13 *a* und 13 *d* und *e*.

Das Skelett der Extremität selbst ist kräftig entwickelt. Die Länge des Humerus, die wegen ungünstiger Stellung der Extremität in der Querschnittsserie nicht ganz genau gemessen werden kann, beträgt etwa 980 μ , seine Dicke 160 μ . Verhältnis von Breite zur Länge: 1 : 6, Radius und Ulna, die ebenfalls eine kräftige Knochenhülle besitzen, beginnen in ihrem proximalen Teil zu verschmelzen. Am Handskelett sind nicht nur Carpalia und Metacarpalia sondern auch die erste und zweite (bei IV und V auch dritte) Reihe der Fingerphalangen verknorpelt. Die subkutanen Lymphsäcke sind in charakteristischer Lage gut ausgebildet und stark gefüllt. Unter der Epidermis liegt eine besonders auf der Streckseite der Extremität völlig geschlossene Pigmentschicht. Die Hautdrüsen dringen als rundliche Knospen in die Subkutis ein: im Bereich des Vorderbeines sind sie aber noch ohne Lumen, also weniger weit entwickelt als bei den 8 Tage früher fixierten, aber schon zu Beginn des Versuches mit Schilddrüse gefütterten Tieren Nr. 3227 und 3228.

Wiederum verschieden davon ist der Befund bei den Tieren Nr. 3247 und 3248, welchen im ganzen viermal Schilddrüse einverleibt wurde. Die nach den zwei letzten Fütterungen erfolgte Resorption der Opercula und das dadurch bewirkte Hervortreten der Vorderbeine ließ schon äußerlich erkennen, daß beide Tiere durch die neuerliche Schilddrüsenverabreichung frischen Impuls empfangen. Derselbe erschöpft sich aber nicht im Auftreten abbauender Prozesse, wie man bei äußerlicher Beobachtung leicht glauben konnte; die histologische Unter-

suchung lehrt vielmehr, daß auch progressive Entwicklungsvorgänge dadurch neuen Anstoß erhielten. Das geht schon ohne weiteres aus einem Vergleich des in Abb. 13e abgebildeten Brustschulterapparates von Nr. 3248 mit dem des Thyreoideatieres Nr. 3208 (vgl. Abb. 11 b und c) hervor. Der nunmehr kräftig entwickelte ventrale Abschnitt hat sich ventral fast bis zur Berührung genähert. Der kleine Zwischenraum zwischen beiden Epicoracoiden, der an der engsten Stelle nur mehr 70–75 μ mißt, ist durch faserreiches, straffes kollagenes Bindegewebe überbrückt. Das Coracoid ist bei Nr. 3247 wie bei 3248 als kräftige



Abb. 13e. Nr. 3248 (Gruppe c: 2 \times Th früh und 2 \times spät). Horizontalschnitt durch den ganzen rechten Brustschulterapparat und den ventralen Teil des linksseitigen in der Höhe des Coracoids. Beide haben sich fast bis zur Berührung genähert. Vergr. 1:50.

Knorpelspanne ausgebildet; eine perichondrale Knochenhülle ist noch nicht ausgebildet, doch färbt sich die äußerste Knorpel-lamelle rötlich. Das Procoracoid ist ebenfalls gut entwickelt. Bei Nr. 3247 liegt über demselben ein ganz kleines Schüppchen von osteoidem Gewebe als Anlage des Thoracale, bei Nr. 3248 ist die Bildungsstätte desselben erst in Form einer Zellansammlung erkennbar. Die Länge des ventralen Brustschulterapparates mißt bei Nr. 3247: 510 μ , bei Nr. 3248: 420 μ . Die Dicke des Coracoids: 84 bzw. 67 μ , die des Procoracoids: 54 bzw. 46 μ . Der dorsale Abschnitt des Schultergürtels ist ebenfalls gut entwickelt. Die Scapula ist noch ohne Knochenhülle; sie setzt sich ohne wesentlichen Struktur-

unterschied in die plump ausgebildete Suprascapula fort. (Dicke der Scapula bei beiden Tieren 92 μ .)

Auch am Humerus ist bei Nr. 3247, noch mehr bei Nr. 3248, die Knochenbildung recht schwach. Dabei zeigt die Außenkontur des Oberarmknochens ein merkwürdig welliges Aussehen. Sie erweckt den Eindruck, als hätte der Turgordruck im Innern des Knorpels nachgelassen, so daß der Knorpelstab, zumal im Zusammenhang mit der Unterentwicklung der perichondralen Knochenhülle, den funktionellen Anforderungen nicht mehr gewachsen ist. In der Mitte der Diaphyse wulstet sich das perichondrale Knochengewebe besonders bei Nr. 3247 ringförmig in den Knorpel vor, eine Erscheinung, der man auch bei

anderen Schilddrüsentieren der Gruppe begegnet. (Zum Beispiel bei Nr. 3259, s. Abb. 14 b.) Die Länge des Humerus mißt bei Nr. 3247: 700 μ , die Dicke 170 μ ; bei Nr. 3248: 554 μ , bzw. 150 μ ; das Verhältnis von Dicke zu Länge beträgt 1 : 4,1, bzw. 1 : 3,7.

Radius und Ulna sind bei beiden Tieren weitgehend miteinander verschmolzen (vgl. Abb. 13 f, Nr. 3247). Vom Ellbogengelenk bis zur Mitte der Diaphyse ist die Vereinigung beider Knorpel so vollständig, daß auf einem mittleren Längsschnitt eine Abgrenzung nicht mehr möglich ist. Streckenweise sind Radius und Ulna auch in ihrer distalen Hälfte verschmolzen, ohne daß ein Rest der früher vorhandenen perichondralen Knochenhülle des ursprünglich getrennten Verlaufs beider Skeletteile noch erkennen ließe; nur am Verlauf der Knorpelgrundsubstanzwände läßt sich die Nahtlinie noch feststellen. Im proximalen Teil ist durch Umordnung der Knorpelgrundsubstanz sogar diese Grenze verwischt. Eine weitere innige Verschmelzung ist an den distalen Epiphysen eingetreten.

Sowohl bei Radius und Ulna wie beim Humerus fällt die plumpe, unproportionierte Form auf, die durch ein Mißverhältnis zwischen Länge und Dicke zustande kommt. Die Ursache ist darin zu suchen, daß das durch Vermehrung der Knorpelzellen

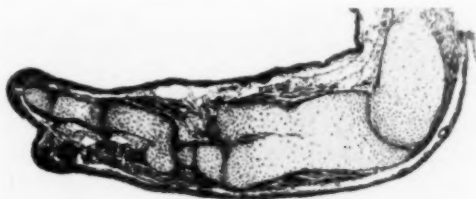


Abb. 13 f. Nr. 3247 (Gruppe c: 2 \times Th früh und 2 \times spät). Längsschnitt durch linken Vorderarm und Hand. Radius und Ulna sind weitgehend verschmolzen. Vergr. 1 : 50.

der Epiphysen erfolgende Längenwachstum sehr stark gehemmt ist, während das Breitenwachstum durch Vergrößerung der vorhandenen Knorpelzellen zunächst noch fortschreiten konnte. Dementsprechend ist bei den genannten Knochen auch die für gewöhnlich zu beobachtende Verjüngung ihrer Diaphysenmitte vermindert. Die geringe Vermehrungstendenz der Knorpelzellen tritt bei einem Vergleich der distalen Humerusepiphysen von Abb. 13 a und 13 f an der Zellarmut der Epiphyse des letzteren Tieres deutlich hervor.

Die Anlagen der Handwurzelknochen sind bei Nr. 3247 und 3248 noch völlig knorpelig und durch zellreiches Perichondrium voneinander abgegrenzt. Die Knorpelmodelle der Metacarpen werden von dünnen Knochenhüllen umschlossen; die Grundphalangen sind noch rein knorpelig, auch die Endphalangen sind bereits als Knorpelanlagen sichtbar (s. Abb. 13 f). Die Skelettmuskulatur ist in typischer Lagerung ausgebildet. Die einzelnen Muskelfasern besitzen gut differenzierte Myofibrillen, sind aber im Vergleich zu Muskelfasern gleichweit entwickelter normaler Tiere sehr schmal. Die Hautdrüsen sind auf Abb. 13 f

sowohl als kompakte Knospen, wie auch als kleine, mit Hohlraum versehene Bläschen deutlich erkennbar.

Wie sehr der Fortschritt in der Entwicklung, der sich bei Nr. 3247 und 3248 gegenüber dem Befund bei Nr. 3208 feststellen läßt, mit der neuerlichen Schilddrüsenverabreichung zusammenhängt, lehrt deutlich ein Vergleich mit Nr. 3249 aus Gruppe d, bei welcher diese erneute Einwirkung von Thyreoideasubstanz unterblieb. Die Entwicklung ist bei diesem Tier stark zurückgeblieben, trotzdem das linke Vorderbein schon seit dem 8. V. durch Resorption der Opercularmembran äußerlich sichtbar geworden ist.

Schon das Verhalten des ventralen Abschnittes des Brustschulterapparates führt den Unterschied deutlich vor Augen. Während sich bei Nr. 3247 und 3248 rechter und linker Gürtel der Medianlinie fast

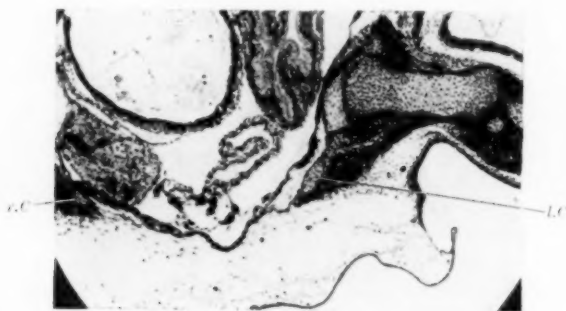


Abb. 13 g. Nr. 3249 (Gruppe d; 2 × Th früh). Horizontalschnitt durch den ventralen Teil des linken Brustschulterapparates in Coracoidhöhe. Coracoid schlecht ausgebildet. Zwischen linkem und rechtem Brustschulterapparat besteht noch ein sehr beträchtlicher Zwischenraum. (l.C. = linkes Coracoid; r.C. = rechtes Coracoid.) Vergr. 1 : 50.

bis zur Berührung genähert haben, liegen die ventralen Kanten des Epicoracoids bei Nr. 3249 noch 590μ weit auseinander, ein Zwischenraum, der in Anbetracht der geringen Größe des Tieres sehr beträchtlich ist (Abb. 13 g). Dies beruht weniger darauf, daß sich bei Nr. 3247 und 3248 der Pleuroperitonealraum infolge der Reduktion der Darmspirale in höherem Maße verkleinert hat als bei Nr. 3249. Denn die Reduktion derselben ist bei letzterem Tier ebenfalls schon recht beträchtlich. Wesentlich ist vielmehr, daß das Wachstum des ventralen Brustschulterapparates wie der übrigen Skeletteile stark zurückgeblieben ist. Das geht auch aus Abb. 13 g, auf der das Coracoid teilweise getroffen ist, deutlich hervor. Die Entfernung von der Mitte des Acetabulums bis zur Vorderkante des Epicoracoids beträgt an der breitesten Stelle nur 336μ . Auffallenderweise ist auch bei diesem Tier wieder, ähnlich wie es schon bei Nr. 3208 der Fall war, das Coracoid schwächer ausgebildet als das Procoracoid (Breite 46μ). Von Knochen-

bildung ist weder hier noch an der plump ausgebildeten Scapula und Suprascapula etwas zu sehen. Die Länge dieses dorsalen Abschnittes (Acetabulum-Spitze der Suprascapula) mißt 840 μ .

Der Humerus ist kleiner als bei Nr. 3248, obwohl dieses letztere Tier um 12 mg weniger wiegt (Nr. 3248: 29 mg; Nr. 3249: 41 mg). Die Länge des Humerus beträgt 428 μ , seine Dicke 118 μ , das Verhältnis von Dicke zu Länge 1 : 3,6. Auch in dieser Verhältniszahl kommt die plumpe Form deutlich zum Ausdruck. Das Zurückbleiben der Entwicklung macht sich besonders deutlich auch an den Anlagen von Radius und Ulna bemerkbar, die beide noch ganz getrennt verlaufen. Selbst an ihren Epiphysen ist noch keine Verschmelzung eingetreten, Carpalia und Metacarpalia sind knorpelig, die Phalangen vorknorpelig, ja zum Teil erst blastematös angelegt. Die Skelettmuskulatur ist im Bereich der Hand erst in Gestalt von Zellanhäufungen zu erkennen. Am Unterarm treten dagegen zwischen den Kernen auch einzelne quergestreifte Myofibrillen auf, noch mehr am Oberarm und Schultergürtel. Aber auch hier fällt im Vergleich zu Nr. 3247, 3248 und besonders 3246 die Armut an Sarkoplasma und Myofibrillen auf, während die Kerne sehr zahlreich sind und infolgedessen in dichten Gruppen beisammenliegen. An den Hautdrüsen ist, ähnlich wie bei Nr. 3228 des öfteren die Verlagerung unter das Epithel ausgeblieben, so daß sie sich bläschenartig über die Oberfläche vorwölben.

Überblicken wir nun im ganzen die bei den Schilddrüsentieren Nr. 3246—3250 erhobenen Befunde, so treten nicht nur gegenüber der Kontrollarve Nr. 3245, sondern auch unter den Schilddrüsentieren selbst zum Teil recht beträchtliche Unterschiede hervor, die zweifellos durch die differenten Versuchsbedingungen veranlaßt sind. Bei Nr. 3247 und 3248 ist die Entwicklung der vorderen Extremität trotz der sehr geringen Körpergröße erheblich weiter als bei den viel größeren Tieren Nr. 3245 und 3250. Sie hat bei ihnen aber auch einen höheren Grad der Ausbildung erreicht als bei Nr. 3249. Das beweist, daß die Entwicklungsprozesse bei Nr. 3247 und 3248 durch die nochmalige Schilddrüsenfütterung am 19. und 23. V. erneuten Anstoß empfangen haben. Die Entwicklungsbeschleunigung wird also nicht etwa nur durch eine Resorption larvaler Organe infolge Stoffwechselbeschleunigung und Hungerwirkung vorgetäuscht; denn gleichzeitig konnten ja auch aufbauende Prozesse, wie Bildung von Knochengewebe, von Knorpel, Muskelfasern, Drüsen, festgestellt werden.

Gegenüber der erst spät mit Thyreoidea gefütterten Kaulquappe Nr. 3246 stehen Nr. 3247 und 3248 in mancher Hinsicht dem bei normaler Metamorphose zu erhebenden Befunde näher, so z. B. hinsichtlich der Form des Brustschulterapparates. Die Differenzierung hat aber bei Nr. 3246 zweifellos einen höheren Grad der Vollkommenheit erreicht.

Noch deutlicher tritt dieser Unterschied bei einem Vergleich der am 26. V. fixierten Tiere Nr. 3258 (Gruppe b: 2 × Th spät) und Nr. 3259 (Gruppe c: 2 Th früh und 2 × Th spät) hervor. Wenn auch bei beiden Tieren rechts und links die Vorderbeine durchgebrochen sind, so hat doch die Differenzierung bei ihnen ganz verschiedene Grade erreicht. Sie ist bei Nr. 3258 in mancher Hinsicht weiter vorgeschritten, ohne daß sich jedoch der Unterschied, wie gleich bemerkt sei, lediglich aus der geringen Körpergröße von Nr. 3259 erklären ließe.



Abb. 14 a. Nr. 3259 (Gruppe c: 2 × Th früh und 2 × Th spät). Horizontalschnitt durch den linken Brustschulterapparat in der Höhe des Procoracoids. (l.P links Procoracoid; S Scapula; Ss Suprascapula; P.t Proc. transvers.; L Leber; V Vorniere.) Vergr. 1 : 50.

Bei Nr. 3258 hat sich rechter und linker Brustschulterapparat median bis zur Berührung genähert. Die bindegewebige Nahtlinie ist stellenweise schon in Verknöpfung begriffen. Bei Nr. 3259 ist dagegen auch an der engsten Stelle zwischen den Vorderkanten der beiden Epicoracoidknorpel noch ein schmaler, 58 μ breiter Zwischenraum, der ventral mit faserreichem, beide Knorpelspangen vereinigendem Bindegewebe ausgefüllt ist. Dorsalwärts liegen auf der Faserschicht, dem Knorpel ansitzend und dicht aneinandergepreßt, zahlreiche Kerne, deren Pro-

toplasma auch bei Anwendung starker Vergrößerung kaum sichtbar ist. Das Procoracoid ist bei beiden Tieren gut ausgebildet; seine Dicke mißt bei Nr. 3258: 624 μ , bei Nr. 3259: 442 μ . Das Coracoid ist ebenfalls kräftig entwickelt. (Dicke bei Nr. 3258: 112 μ , bei Nr. 3259: 60 μ .) Die Größe des ventralen Abschnittes von der Mitte des Acetabulums bis zur vorderen Epicoracoidkante mißt bei Nr. 3258: 756 μ , bei Nr. 3259: 315 μ . Starke Unterschiede bestehen in der Ausbildung des perichondralen Knochens, der bei Nr. 3258 um das Coracoid eine kräftige Hülse bildet, während bei Nr. 3259 dem Knorpel lediglich äußerst protoplasmaarme Zellen in parallelen Reihen aufliegen, anscheinend Osteoblasten, die nicht fähig waren Knochensubstanz auszubilden. Diese Zellschichten

finden sich auch an Stellen, an denen normalerweise noch Knorpelgewebe hätte auftreten müssen, wie z. B. an den Epicoracoidkanten. Der Deckknochen des Thoracale ist dagegen bei Nr. 3259 gut nachweisbar, wenn auch nicht in der Größe wie bei Nr. 3258.

In ähnlicher Weise wie am ventralen Brustschulterapparat zeigen sich auch im dorsalen in der Knochenbildung starke Unterschiede. Bei Nr. 3258 ist die Scapula von einer kräftigen Knochenhülle umschlossen; an einer Stelle wird sie sogar schon von einer Mesenchymknospe durchbrochen, von der aus die Zerstörung des Knorpels und Ausbildung einer Markhöhle einsetzt. Bei Nr. 3259 ist die Knochenmanschette dagegen sehr schmal. Der Deckknochen des Cleithrums ist jedoch nicht nur bei Nr. 3258 sondern auch bei Nr. 3259 gut entwickelt. Scapula wie Suprascapula des letztgenannten Tieres fallen durch ihre



Abb. 14 b. Nr. 3259 (Gruppe c: 2 \times Th früh und 2 \times spät). Längsschnitt durch die rechte vordere Extremität. r.E rechtes Epicoracoid; l.E linkes Epicoracoid; L Leber. Vergr. 1:50.

Dicke auf, die zur Länge in keinem rechten Verhältnis steht. Merkwürdig ist auch die knollige Anschwellung des Knorpels der Suprascapula, die bei normalen Tieren fehlt (vgl. Abb. 14 a). Die Dicke der Suprascapula schwankt bei Nr. 3258 zwischen 50—75 μ , bei Nr. 3259 zwischen 59—98 μ ; dabei beträgt die ungefähre Länge von Scapula und Suprascapula bei Nr. 3258: 1670 μ , bei Nr. 3259 dagegen nur 1080 μ .

Ähnlich liegen die Größenverhältnisse am Humerus und den Vorderarmknorpeln, die bei Nr. 3259 wieder außerordentlich plump sind. (Länge des Humerus bei Nr. 3258: 1140 μ , Dicke 225 μ ; bei Nr. 3259: 570 μ bzw. 150 μ . Verhältniszahl: Nr. 3258: 1:5,1; Nr. 3259: 1:3,8.) Die Knochenbildung ist bei Nr. 3259 auch im Bereich des Extremitätenskelettes schlecht. In der Diaphyse des Humerus ist wieder eine ringartige Einschnürung zu beobachten, ähnlich wie bei Nr. 3247. Eine weitere Übereinstimmung besteht im Verhalten von Radius und Ulna, deren Knorpelsubstanz bei Nr. 3259 wieder weitgehend verschmolzen ist, wodurch bei der Kürze der Knorpelstücke das Mißverhältnis zwischen Länge und Breite noch gesteigert wird (vgl. auch Abb. 14 b).

29. V. Zum Vergleich kommen eine normale Kontrollkaulquappe von typisch larvalem Aussehen: Nr. 3265 (Gruppe a), ein zwei Tage vorher metamorphosiertes Fröschen Nr. 3261 (Gruppe c), das viermal mit Schilddrüse gefüttert worden war und zwei Tiere Nr. 3263 und 3264 (Gruppe d), die nur zu Beginn des Versuches zweimal Schilddrüse bekommen hatten. Bei Nr. 3263 ist das linke Vorderbein durchgebrochen, bei Nr. 3264 liegen beide noch bedeckt.

Die vorderen Extremitäten der Kontrollarve Nr. 3265 sind im Verhältnis zur Größe des Tieres noch recht klein. Der um das Foramen obturatum gelegene Knorpelrahmen des ventralen Brustschulterapparates ist zwar völlig geschlossen, im ganzen aber noch sehr kurz (vgl. Abb. 15 a), so daß rechtes und linkes Epicoracoid die Vernierenregion ventralwärts nicht sehr weit überragen, und noch durch die ganze Breite des Rumpfes voneinander getrennt sind. (Entfernung der Vorderkanten beider Epicoracoids: $2315\ \mu$; Länge des ventralen Schultergürtels von der Mitte des Acetabulums bis zur Vorderkante: $490\ \mu$; Dicke des Procoracoids: $34\ \mu$; Dicke des Coracoids: $59\ \mu$.)



Abb. 15 a. Nr. 3265 (Gruppe a: Kontrolle). Horizontalschnitt durch den rechten Brustschulterapparat und Humerus in der Höhe des Coracoids. Humerus im Randschnitt getroffen. Vergr. 1 : 50.

Auch der dorsale Abschnitt des Brustschulterapparates ist in seiner Entwicklung über den bei Nr. 3245 geschilderten Befund nicht weit hinausgekommen. Der Knorpel der Suprascapula ist sehr zellreich und grundsubstanzarm. Die Dicke der Scapula mißt dorsal vom Aceta-

bulum $92\ \mu$. Die Entwicklung des perichondralen Knochengewebes befindet sich in den ersten Anfängen. Am Coracoid ist der Beginn einer Ablagerung nur in Form eines sehr dünnen roten Saumes festzustellen; um Scapula und Humerus und Vorderarmknorpel sind die osteoiden Hüllen etwas breiter. Die Länge des Humerus mißt $840\ \mu$, seine Dicke $110\ \mu$. Verhältnis von Dicke zu Länge wie 1 : 7,6. Radius und Ulna verlaufen noch völlig getrennt, nur am Ellbogengelenk ist ihre Knorpel-epiphyse im Bereich einer schmalen, höchstens $20\ \mu$ dicken, der Gelenk-gegend zugekehrten Zone verschmolzen. Die einzelnen Handwurzelknorpel sind deutlich ausgebildet und abgegrenzt, aber durch Zwischengewebe miteinander verbunden. Die knorpeligen Metacarpalien und

Phalangen bilden noch zusammenhängende Gewebstränge. Auch die Skelettmuskulatur ist im Bereich von Mittel- und Vorderhand zum Teil erst als Zellverdichtung zu erkennen.

Demgegenüber hat bei dem viermal mit Schilddrüse gefütterten Tier Nr. 3261, dessen Vorderbeine äußerlich einem verkleinerten Modell jener eines normal metamorphosierten Fröschechens gleichen, auch die histologische Ausbildung einen ganz anderen Entwicklungsstand erreicht. Rechtes wie linkes Epicoracoid stoßen in der Mittellinie zusammen und sind hier durch zellreiches Bindegewebe fest vereinigt (vgl. Abb. 15b). Etwas caudal des abgebildeten Schnittes, der in der Höhe der Coracoidspange liegt, wird der zwischen rechter und linker Epicoracoidkante gelegene schmale Spalt von einer median und dorsal liegenden, unpaaren Knorpelanlage, dem Sternum überdeckt. Dieselbe war bei Nr. 3258 noch nicht sichtbar.

Die Länge des ventralen Brustschulterapparates von der Mitte des Acetabulums bis zur Vorderkante des Epicoracoids mißt 540 μ . Seine Größe übertrifft demnach die der normalen Vergleichslarve Nr. 3265, obwohl die Körpergröße des Schilddrüsenfröschechens nur ein



Abb. 15 b. Nr. 3261 (Gruppe c: Th 2 \times früh und 2 \times spät). Horizontalschnitt durch den rechten und linken ventralen Brustschulterapparat in der Höhe der Coracoidspange. Beide stoßen in der Mittellinie zusammen. (H Humerus.) Vergr. 1:50.

Siebtel von jener der Kontrolllarve beträgt. Auch die Dicke der Knorpelspannen erreicht bei Nr. 3261 höhere Werte (Dicke des Procoracoids bei Nr. 3261: 54 μ , bei 3265: 34 μ ; Dicke des Coracoids: 76 μ gegen 59 μ). Zieht man das Verhältnis von Länge zu Dicke in Betracht, so ergibt sich für den Brustschulterapparat ebenso wie es schon vorausgehend immer für das Extremitätenskelett dargetan wurde, daß seine Form beim Schilddrüsentier erheblich plumper gebildet ist. Auch der dorsale Abschnitt des Brustschulterapparates ist bei Nr. 3261 kräftiger entwickelt. (Dicke der Scapula dorsal des Acetabulums 110 μ gegen 92 μ .)

Während somit in der Ausbildung des knorpeligen Skelettes bei Nr. 3261 große Ähnlichkeit mit einem normal metamorphosierten Fröschechen besteht, zeigt sich das perichondrale Knochengewebe erheblich schwächer entwickelt. Die zu diesem Zeitpunkt der Entwicklung normalerweise um das Coracoid und die Scapula gelegene, recht kräftige Knochenhülle ist bei Nr. 3261 nur sehr dünn. Von einer zweiten

Lamellenlage oder von einer Markhöhle ist noch nichts zu erkennen. Die Ersatzknochenlieferung ist bei Nr. 3261 übrigens auch schwächer als bei Nr. 3258. Bei dieser geringen Entwicklung des perichondralen Knochengewebes überrascht die verhältnismäßig stärkere Ausbildung von Deckknochen, auf die auch bei Nr. 3259 schon hingewiesen wurde. Das Thoracale erreicht eine Länge von etwa 300μ . Die Anlage des Cleithrums ist etwas kleiner.

Die schwächliche Ausbildung der Ersatzknochen tritt auch am Humerus, Radius und Ulna hervor, die nur von einer sehr dünnen perichondralen Hülle umkleidet sind. Radius und Ulna sind in ihrer proximalen Hälfte miteinander verschmolzen. Die zwischen den Handwurzelknorpeln gelegenen Gelenkspalten sind erst zum Teil ausgebildet,



Abb. 15 c. Nr. 3263 (Gruppe d: Th 2 \times früh). Horizontalschnitt durch den linken Brustschulterapparat mit Humerus in der Höhe des Coracoids. Bei r.E ist eben noch die Spitze des rechten Epicoracoids sichtbar. Vergr. 1:50.

so daß die einzelnen Knorpel wie bei der Kontrollarve vielfach noch durch blastematöses oder auch knorpeliges Zwischengewebe miteinander zusammenhängen. Metacarpalien und Grundphalangen sind von zarten Knochenhüllen umscheidet. Die übrigen Phalangen sind rein knorpelig. Die Skelettmuskulatur ist im Bereich der ganzen Extremität gut differenziert. Unter der Epidermis fallen die zahlreichen Hautdrüsen und die umfangreichen Lymphräume auf. Die Drüsen besitzen meist ein weites bläschenförmiges Lumen, das mit Gerinnsel angefüllt ist, während die Drüsenzellen selbst flach an die Wand gepreßt sind.

Gegenüber diesem viermal mit Schilddrüse gefütterten Fröschen Nr. 3261 zeigen die Tiere Nr. 3263 und 3264, die nur zweimal zu Beginn des Versuches Thyreoidea erhielten, wesentliche Unterschiede. Die Entwicklung beider Tiere stimmt nicht völlig überein, insofern sie bei

dem größeren Tiere Nr. 3263 eine etwas höhere Stufe erreicht hat. Im Vergleich zu Nr. 3261 ist sie aber bei beiden zurückgeblieben. Das zeigt schon eine Gegenüberstellung des in Abb. 15 c sichtbaren ventralen Abschnittes des Brustschulterapparates und des in Abb. 15 b gezeigten. Abgesehen davon, daß bei Nr. 3263 zwischen rechten und linkem Epi-coracoid noch ein 250μ breiter Zwischenraum liegt, während sich dieselben bei Nr. 3261 berühren, ist auch die Ausbildung des Coracoids bei Nr. 3261 erheblich kräftiger, trotzdem Nr. 3263 fast doppelt so groß ist. Noch beträchtlicher ist das Zurückbleiben der Entwicklung bei Nr. 3264, bei welcher der Zwischenraum noch 700μ beträgt. Hier fehlen auch die den Spaltraum überbrückenden bindegewebigen Fasern, die bei Nr. 3263 schon nachweisbar sind. Die Länge des ventralen Abschnittes mißt von der Mitte des Acetabulums bis zur Vorderkante des Epi-coracoids bei Nr. 3263: 450μ , bei Nr. 3264: 392μ . Die Dicke des Procoracoids beträgt bei beiden 42μ , die Dicke des Coracoids 66 bzw. 46μ , die Dicke der Scapula 92 bzw. 75μ . Die kräftigere Ausbildung des Knorpelskelettes bei Nr. 3263 geht auch aus einem Vergleich der Abb. 15 c und 15 d deutlich hervor. Trotzdem ist das linke Vorderbein von Nr. 3263 noch vom Operculum bedeckt, während es bei Nr. 3264 frei liegt. Knorpelgewebe ist am Schulterskelett von Nr. 3264 noch nicht nachweisbar; bei Nr. 3263 sind am Coracoid und Scapula ganz dünne Knochenhüllen angelegt; das Thoracale stellt ein etwa 5μ dickes, 180μ langes und bis zu 16μ breites Knochenstückchen dar.



Abb. 15 d, Nr. 3264 (Gruppe d: $2\times$ Th früh). Horizontalschnitt durch die linke vordere Extremität. Radius und Ulna sind noch nicht verschmolzen. Vergr. 1:50.

Auch die Entwicklung der Extremitäten selbst ist bei Nr. 3264 hinter Nr. 3263 zurückgeblieben. Hinsichtlich der Ausbildung des Humerus ist das aus den Abbildungen 15 c und d ja deutlich sichtbar. Die um die Humerusdiaphyse gelegene Knochenhülle ist bei Nr. 3263 bestenfalls 5μ dick, bei Nr. 3264 ist sie noch dünner; bei der Kontrolle Nr. 3265 mißt sie dagegen 10μ . Wie bei früheren Tieren der Gruppe d und e fällt auch hier wieder die plumpe Form der Extremitätenknorpel auf. (Länge des Humerus Nr. 3263: 550μ ; Nr. 3264: 312μ ; Dicke seiner Diaphyse: 134μ bzw. 117μ . Verhältnis von Dicke zu Länge: Nr. 3263: 1:4,1, Nr. 3264: 1:2,7; Kontrollarve Nr. 3265: 1:7,6.)

Radius und Ulna verlaufen bei Nr. 3264 noch getrennt. Die Entwicklung steht hier etwa auf dem Stadium, das Nr. 3208 am 11. V. erreicht hatte (vgl. Abb. 15 *d* mit Abb. 11 *b*). Bei Nr. 3263 ist an der proximalen Epiphyse eine Verschmelzung eingetreten. Auch das Handskelett besitzt bei Nr. 3264 große Ähnlichkeit mit dem von Nr. 3208. Metacarpalia und Grundphalangen treten erst als Knorpelkerne innerhalb der blastematösen Fingerstrahlen auf. Bei Nr. 3263 bestehen die Grundphalangen wie die Metacarpen aus jungem Knorpelgewebe; die Endphalangen sind vorknorpelig angelegt.

In gleicher Weise liegen auch Unterschiede im Differenzierungsgrad der Skelettmuskulatur vor. Bei Nr. 3263 sind die Muskelanlagen im Bereich der Hand deutlich abgegrenzt, bei Nr. 3264 sind sie zum Teil erst als kernreiche Zellverdichtungen zu erkennen, in denen nur ganz vereinzelte Myofibrillen entwickelt sind. Selbst am Unterarm treten bei Nr. 3264 in den sarkoplasmaarmen Muskelanlagen die Myofibrillen gegenüber den dicht hintereinandergereihten Muskelzellkernen an Masse stark zurück. Im allgemeinen ist aber auch an den gut differenzierten Stellen, wie z. B. am Schultergürtel, die Skelettmuskulatur der Schildkrösentiere schwächer und dünner als bei der Kontrollkaulquappe.

Sehr auffällig treten die Differenzen zwischen Kontrolle und Schildkrösentieren auch jetzt noch in der Ausbildung der Hautdrüsen hervor, die der Kontrolllarve noch völlig fehlen, während sie bei Nr. 3263 im Bereich des ganzen Armes als kompakte halb oder ganz unter das Epithel verlagerte Anlagen vorhanden sind. Bei Nr. 3264 treten sie im Bereich des Vorderbeines nur als kleine, im Epithel steckengebliebene Knospen auf. Unter der Rückenhaut findet man dagegen in großer Zahl kleine, unter dem Epithel gelegene Drüsenbläschen, die aber ohne sichtbaren Inhalt sind.

Am 6. VI. brechen bei dem ersten Tier der Kontrollgruppe die Vorderbeine durch (Nr. 3283). Der bei dem Fröschen zu erhebende Befund wurde bereits zu Anfang der vorliegenden Untersuchungen (s. S. 383—388) geschildert, so daß es überflüssig ist, hier nochmals darauf einzugehen. Übereinstimmend damit sind die Verhältnisse, bei dem in Gruppe *c* metamorphosierten Fröschen Nr. 3284, nur daß bei diesem, entsprechend dem Unterschied in der Gesamtgröße, auch die Ausmaße der einzelnen Skeletteile höher sind. Einen Horizontalschnitt durch den gesamten Brustschulterapparat zeigte der in Abb. 3 wiedergegebene Übersichtsschnitt, der in der Höhe der Procoracoidspangen liegt und trotz der geringen Vergrößerung die diesen anliegenden Thoracalia erkennen läßt. Zum unmittelbaren Vergleich mit obigen Abbildungen der durch *mehrmalige* Schildkrüsenfütterung stark beeinflussten Tiere sei aber noch eine weitere Mikrophotographie beigelegt, die den

ventralen Teil des Brustschulterapparates von Fröschen Nr. 3284 in der Höhe des Coracoids ebenfalls bei 50facher Vergrößerung zeigt (s. Abb. 16). Der Unterschied, der zwischen diesem normal metamorphosierten Fröschen und den durch Schilddrüsenwirkung verfrüht zur Verwandlung gebrachten Tieren im Wachstum und in der Ausdifferenzierung des Skelettes besteht, tritt in der Abbildung sehr sinnfällig vor Augen. Die Größenunterschiede werden auch durch nachfolgende Maße beleuchtet. Länge des ventralen Teiles des Brustschulterapparates von der Mitte des Acetabulums bis zur Vorderkante des Epicoracoidknorpels bei Nr. 3283: 882 μ ; bei Nr. 3284: 940 μ ; Dicke des Procoracoids 70 μ bzw. 72 μ ; Dicke des Coracoids: 110 μ bzw. 90 μ ; Länge des Coracoids: 110 μ bzw. 90 μ ; Länge des Thoracale: etwa 680 μ ; Länge des dorsalen Teiles von der Mitte des Acetabulums bis zur Dorsalkante der Suprascapula: 1760 μ bzw. 1960 μ . Dicke der Scapula: 134 μ bzw. 126 μ ; Länge des Cleithrums: 400 μ bzw. 420 μ .

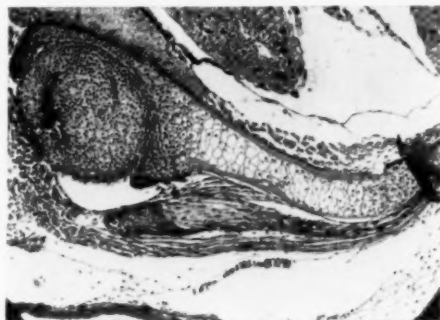


Abb. 16. Nr. 3284 (Gruppe e: 1 \times Th früh). Horizontalschnitt durch den ventralen Teil des Brustschulterapparates in der Höhe des Coracoids. Vergr. 1:50.

Schließlich ist noch über den Befund des am 6. VIII. fixierten Tieres der Gruppe d. Nr. 3286, zu berichten, das nur zu Beginn des Versuches zweimal unter Schilddrüsenwirkung stand. Schon seit 9. Mai liegt bei dieser Froschlarve das linke Vorderbein sichtbar, während das rechte noch unter der Operculardecke verborgen ist, trotzdem diese vielfach nur mehr 2 μ dick ist und einem Druck von seiten der Extremität kaum mehr Widerstand leisten könnte. Sie besteht lediglich aus je einem äußeren und inneren sehr dünnen, einschichtigen Plattenepithel, zwischen welchem an einzelnen Stellen, an denen die beiden Epithelien infolge zwischengelagerter Pigmentzellen auseinander weichen, einige feinste Bindegewebsfäserchen sichtbar werden (vgl. auch Abb. 20 b, d und f, auf welchen die Opercularmembran jeweils links oben sichtbar ist).

Auch am Rumpf ist die Epidermis überaus atrophisch. Sie zeigt hier ebenfalls oft nur ein einschichtiges plattes oder niedrig kubisches Epithel; bestenfalls liegen zwei Lagen von Zellen übereinander. In das Protoplasma der Epithelzellen sind fast durchgehends feine Pigmentkörner eingelagert; einzelne der Zellen sind damit so vollgepfropft,

daß der Kern völlig verdeckt wird. Noch stärker tritt die Pigmentanhäufung im Unterhautbindegewebe hervor, besonders unter der Rückenhaut, unter der die Melanophoren in mehreren Lagen übereinander liegen (vgl. Abb. 17 *a*). Die starke Häufung der Pigmentzellen ist aus einem Vergleich mit den Abbildungen 4 *a* und 4 *b*, die ent-

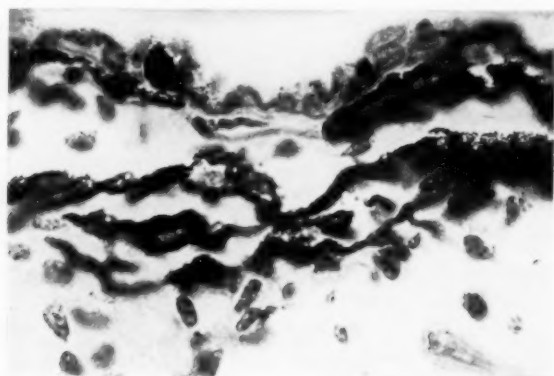
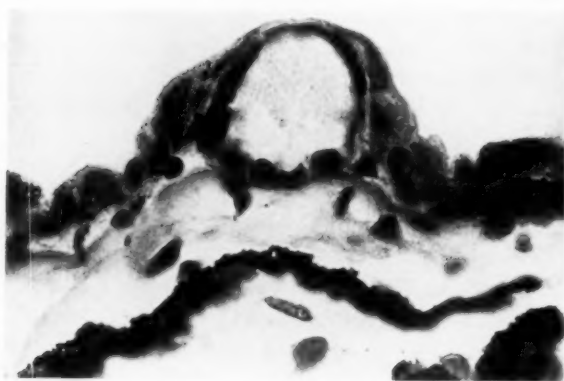
*a**b*

Abb. 17. Nr. 3286 (Gruppe d; 2 \times Th früh). *a* Schnitt durch die Rückenhaut in der Höhe des Schultergürtels. Vergr. 1:600. *b* Schnitt durch eine Körnerdrüse der Rückenhaut. Vergr. 1:700.

sprechende Schnitte durch die Rückenhaut des normalen Kontrollfröschchens Nr. 3283 zeigen, ohne weiteres zu ersehen.

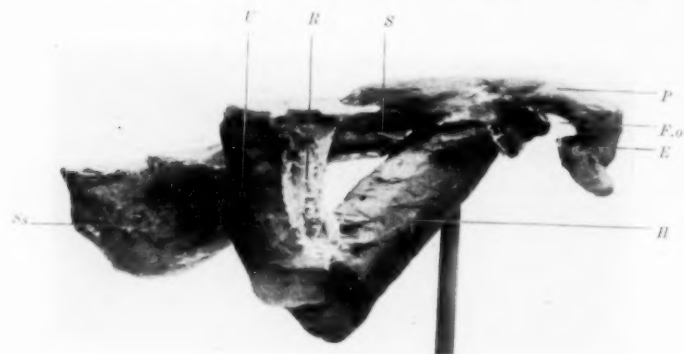
Viele der Hautdrüsen der Rückenhaut erinnern bei Nr. 3286 in ihrem Aussehen an die schon bei jüngeren Thyreoideatieren beschriebene und in Abb. 12 *b* auch wiedergegebene Hemmungsbildung, da sie sich wie diese bläschenartig über die Epitheloberfläche vorwölben. Während jedoch bei Abb. 12 *b* die Mißbildung dadurch zustande kommt, daß

die Verlagerung der Drüse unter das Epithel von Anfang an nur unvollständig ist, ist das bei der in Abb. 17 *b* gezeigten Körnerdrüse von Nr. 3286 nicht der Fall; die Drüse liegt vielmehr richtig subepidermal unmittelbar über einer in der Abbildung deutlich erkennbaren Membran aus dichten kollagenen Bindegewebsfasern, die der Anlage des stratum compactum der Lederhaut entspricht; die Epidermis wird aber durch die Drüsenkugel stark vorgewölbt. Dieselbe ist besonders über dem Scheitel der Kuppe sehr stark verdünnt, während die Abplattung an den Seiten geringer ist. Doch ist die Epidermis auch hier sowohl gegenüber dem Befunde bei normal entwickelten Larven wie frisch metamorphosierten Fröschen stark atrophisch. Die schon oben beschriebenen Pigmenteinlagerungen treten ebenfalls wieder hervor. Da die Epidermis an anderen Stellen des Rumpfes, z. B. an der Bauchseite, normal über den verlagerten Drüsen hinwegzieht, dürfte die eben beschriebene, besonders am Rücken anzutreffende Vorwölbung damit zusammenhängen, daß die Haut hier über dem starken Widerstand bietenden Knorpelskelett des Schädels und der Wirbelsäule hinwegzieht. Die atrophische Epidermis vermag jedoch dem dadurch hervorgerufenen Gegendruck der Drüsenkugeln nicht stand zu halten, zumal auch die bei normalen Tieren zwischen Rückenhaut und Skelett gelegenen großen Lymphsäcke nicht vorhanden, bzw. nicht gefüllt sind.

Die Drüsenbläschen sind noch ohne Ausführungsgang. Bei den Körnerdrüsen ist der Drüsenhohlraum wieder mit einer feinkörnigen, zum Teil mit Vakuolen durchsetzten Substanz ausgefüllt, die sich schwach mit Eosin färbt. Die Zellgrenzen der Drüsenzellen lassen sich nicht feststellen. Nur in der Umgebung der randständig gelegenen, zum Teil abgeplatteten Kerne ist dichter gebautes Protoplasma zu beobachten.

Viel spärlicher und kleiner als am Rücken sind die Hautdrüsen im Bereich der vorderen Extremität entwickelt, wo ihre Anlagen des öfteren noch intraepithelial liegen oder noch unvollständig verlagert sind. Die starke Atrophie der Epidermis ist hier nicht zu beobachten. Die Basalschicht des Epithels, das auf der Streckseite dicker ist als auf der Beugeseite, besteht aus kubischen Zellen, über denen noch eine zweite Lage von Zellen liegt, die vielfach stärker abgeplattet sind. Bisweilen liegen darüber noch sehr flache Zellen, die sich im Vorstadium der Verhornung befinden. Die Einlagerung von Pigmentkörnchen, wie das Auftreten von Zelldegenerationen ist im Bereich der Epidermis des Armes viel geringer als am Rumpf, der noch das alte Larvalepithel besitzt. Unter dem Epithel der Streckseite liegt eine dichte Pigmentschicht, während die Beugeseite fast frei von Pigment ist.

Das *Skelett* des Brustschulterapparates hat den Entwicklungsstand, den es bei den viermal mit Schilddrüse gefütterten Tieren schon vor



a



b



c

Abb. 18. Modell des rechten Brustschulterapparates sowie der Oberarm- und Vorderarmknochen von Nr. 3286 (2× Th früh). Bei 150facher Vergrößerung mit Hilfe der Bornschen Wachsplattensmethode rekonstruiert. *a* Ansicht auf die mediale Seite. *b* Ansicht auf die laterale Seite. *c* Ansicht von cranial her. *E* Epicoracoid; *F.o* Foramen obturatum; *H* Humerus; *P* Procoracoid; *R* Radius; *S* Scapula; *Ss* Suprascapula; *U* Ulna.

Wochen aufgewiesen hatte, noch immer nicht erreicht. Noch stärker ist es aber normal metamorphosierten Fröschen gegenüber zurückgeblieben. Zwischen den Vorderkanten des rechten und linken Epicoracoids klappt selbst an der engsten Stelle noch ein Zwischenraum von 510μ ; die ventrale Verschmelzung ist also noch nicht erfolgt.

Über die Form des Brustschulterapparates gibt am besten die in Abb. 18 a—c wiedergegebene Rekonstruktion Aufschluß, die bei 150-facher Vergrößerung nach der *Bornschen* Wachsplattenmethode ausgeführt wurde. Abb. 18 a zeigt die Lateralseite in der Ansicht von ventrolateral. Abb. 18 b die mediale Seite und Abb. 18 c die Ansicht von cranial. Am stärksten zurückgeblieben ist der ventrale Abschnitt des Brustschulterapparates sowohl was Wachstum wie Differenzierung betrifft. Seine Länge mißt von der Mitte des Acetabulums bis zur Vorderkante des Epicoracoids 310μ . Das Procoracoid ist kurz und plump geformt (Dicke 50μ). An seiner Außenseite liegt als etwa 80μ langes und 7μ dickes Knochenstäbchen die Anlage des Thoracale. Das Epicoracoid ist leicht nach einwärts gedreht, sein caudales Ende dagegen ventralwärts vorgebogen. Auffallend ist das Fehlen des Coracoids, das weder auf der rechten noch linken Seite ausgebildet ist. Statt dessen sind nur zwei kurze Knorpelvorsprünge nachzuweisen, die durch einen dünnen bindegewebigen Strang miteinander verbunden werden. Dadurch erhält das Foramen obturatum caudalwärts einen notdürftigen Abschluß. Auf diese mangelhafte Entwicklung des Coracoids bei Schilddrüsentieren habe ich auch bei vorausgehend beschriebenen Tieren schon mehrmals hingewiesen. Der Defekt ist um so auffallender, als bei normalen Froschlarven das Coracoid stets kräftiger ausgebildet ist als das Procoracoid. Die Feststellung, daß das Epicoracoid trotz der hochgradigen Unterentwicklung des Coracoids ausgebildet ist, weist auf dessen selbständige Entstehung hin. Das vom N. supra coracoideus durchzogene Foramen obturatum ist entsprechend der geringen Gesamtgröße des ventralen Brustschulterapparates nur klein. Die Schulterhöhe ist flach und plump geformt; der bei normal metamorphosierten Tieren vorhandene stachelförmig vorspringende Fortsatz des Acromions fehlt noch. Die Gelenkpfanne ist ziemlich flach gebaut; der in ihr liegende Humeruskopf wird durch Zwischenknorpel mit dem Knorpel des Acetabulums fest verbunden; der Gelenkspalt ist infolgedessen noch nicht ausgebildet.

Der hintere Abschnitt des Brustschulterapparates erreicht eine Länge von 900μ . Die Dicke der Scapula, deren Knochenhülle noch sehr dünn ist, beträgt 100μ . Die Suprascapula zeigt im Schnittbild die schon bei Nr. 3259 beschriebenen knorpeligen Auftreibungen. In ihrem dorsalen Abschnitt ist sie, wie das Rekonstruktionsmodell erkennen läßt, schon schaufelförmig verbreitert. Die Länge des Humerus

mißt 500 μ , seine Dicke 160 μ ; das Verhältnis von Dicke zu Länge beträgt 1 : 3,1. Er besitzt also auch hier wieder die für Schilddrüsen-tiere charakteristische plumpe, gedrungene Form. Der perichondrale Knochenmantel ist noch sehr dünn; seine Stärke entspricht etwa dem von Nr. 3208, der in Abb. 11 *d* wiedergegeben ist. Die Ausbildung von Ersatzknochen hat demnach bei diesen Tieren seither keine wesentlichen Fortschritte gemacht. Von einer Markhöhle ist weder hier noch in anderen Abschnitten des Vorderarmskelettes etwas zu erkennen. Dagegen fällt besonders bei Betrachtung des Knorpels der Epiphysen auf, daß verhältnismäßig zahlreiche Knorpelzellkerne pyknotisch verklumpt sind (s. Abb. 19). Die Knorpelgrundsubstanz färbt sich nur sehr blaß; die Knorpelhöhlen sind verhältnismäßig groß und blasig, auch im Bereich der Epiphysen. Im Perichondrium liegen die Zellkerne ungemein dicht aneinander, so daß es selbst unter Anwendung stärkster



Abb. 19. Nr. 3286 (2 \times Th. früh). Pyknotische Kerne aus der knorpeligen Humerusepiphyse. Vergr. 1 : 4300.

Vergrößerungen kaum möglich ist, das die Kerne umgebende Zellprotoplasma zu erkennen.

Radius und Ulna sind bei Nr. 3286 teilweise miteinander verschmolzen. Die Verhältnisse in den einzelnen Abschnitten sind aus Abb. 20 *b*, *d* und *f*, welche Querschnitte in der Höhe des proximalen, mittleren und distalen Drittels der Vorderarmknochen zeigt, deutlich erkennbar. In den

Abbildungen 20 *a*, *c* und *e* sind ihnen entsprechende Querschnitte der Vorderarmknochen des metamorphosierten Fröschchens Nr. 3284 gegenübergestellt, das, wie aus dem Protokoll zu entnehmen ist, frühzeitig einmal mit Thyreoidea gefüttert wurde und sich späterhin völlig normal entwickelte.

Im proximalen Drittel ist die Knorpelgrundsubstanz von Radius und Ulna bei Nr. 3286 so vollständig verschmolzen, daß sich die Grenzlinie zwischen beiden nicht mehr feststellen läßt (vgl. Abb. 20 *b*). Bei Nr. 3284 (Abb. 20 *a*) ist die Nahtstelle besonders im gefärbten Präparat dadurch, daß zwischen beiden Knorpeln eine sich rötlich färbende, aus osteoidem Gewebe bestehende Lamelle liegt, deutlich erkennbar. Sehr beträchtlich sind auch die bei einem Vergleich von Abb. 20 *a* und *b* zutage tretenden Unterschiede in der Ausbildung des Knochengewebes. Während die Knochenhülle bei Nr. 3286 im proximalen Drittel so zart ist, daß sie bei der vorliegenden Vergrößerung kaum zu erkennen ist, bildet sie bei Nr. 3284 einen breiten Ring, dessen Einfurchung auf Streck- und Beugeseite durch je eine weitere Knochen-

spange überbrückt wird. Osteoblasten sind dagegen nicht nur bei Nr. 3284, sondern auch bei 3286 deutlich nachweisbar. Die Unterentwicklung des Knochengewebes besteht auch im mittleren Drittel. Die nur von einer sehr zarten Hülle umschlossenen Vorderarmknochen verlaufen hier bei Nr. 3286 (Abb. 20 *d*) noch völlig getrennt. Bei Nr. 3284 (Abb. 20 *c*) sind die kräftig ausgebildeten Knochenmanschetten an den einander zugekehrten Seiten verschmolzen. Volar und dorsal liegen starke Knochenbrücken. Im distalen Drittel sind Radius und Ulna

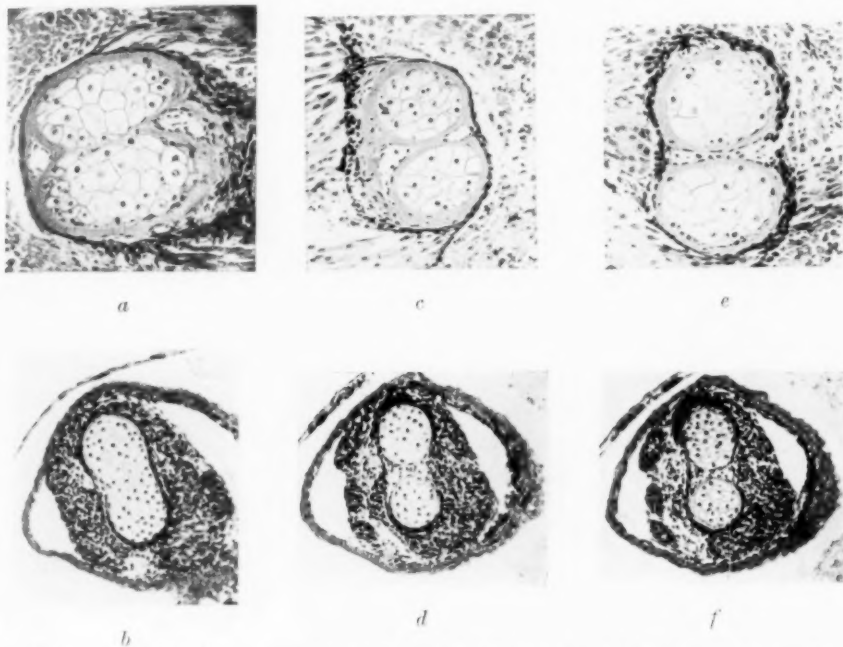


Abb. 20. Querschnitte durch den Vorderarm von Nr. 3284 (*a, c, e*) und Nr. 3286 (*b, d, f*). *a* und *b* liegen im proximalen, *c* und *d* im mittleren, *e* und *f* im distalen Drittel des Vorderarms. Vergr. 1:100 (aufgen. mit Zeiss-Phoku).

auch bei Nr. 3284 ebenso wie bei Nr. 3286 noch voneinander getrennt, aber auch hier ist das Knochengewebe bei Nr. 3284 unvergleichlich kräftiger ausgebildet (vgl. Abb. 20 *e* und *f*). Die Knochenbildung ist also bei Nr. 3286 zweifellos ganz erheblich gehemmt. Die Ursache dafür liegt nicht in einem Mangel an knochenbildenden Zellen, denn Osteoblasten sind in reichlicher Zahl vorhanden.

Das Skelett der Hand ist bei Nr. 3286 in seinen einzelnen Teilen knorpelig angelegt. Die Knorpelzentren sind aber durch zahlreiches Zwischengewebe noch kontinuierlich miteinander verschmolzen. Die Endphalangen vollends befinden sich erst auf dem Blastemstadium.

Auch Wachstum und Differenzierung der *Skelettmuskulatur* ist bei Nr. 3286 stark gehemmt. Wie ein Vergleich der Abb. 20 *b, d* und *f* mit 20 *a, c, e* sehr deutlich erkennen läßt, ist der Faserquerschnitt bei Nr. 3286 um das vielfache kleiner. Sowohl die Muskeln als solche, wie auch die einzelnen Muskelfasern sind bei Nr. 3286 schwächlich entwickelt. Sarkoplasma und Myofibrillen sind nur in geringer Menge vorhanden, wodurch sich die Kerne auf einen kleinen Bezirk zusammendrängen, und dadurch stark hervortreten (vgl. die bei gleicher Vergrößerung aufgenommenen Muskelquerschnitte Abb. 21 *a* und 21 *b*). Wie bei jungen Entwicklungsstadien nimmt der Grad der Differenzierung distalwärts ab. Während im Bereich des Schultergürtels wie am Ober- und

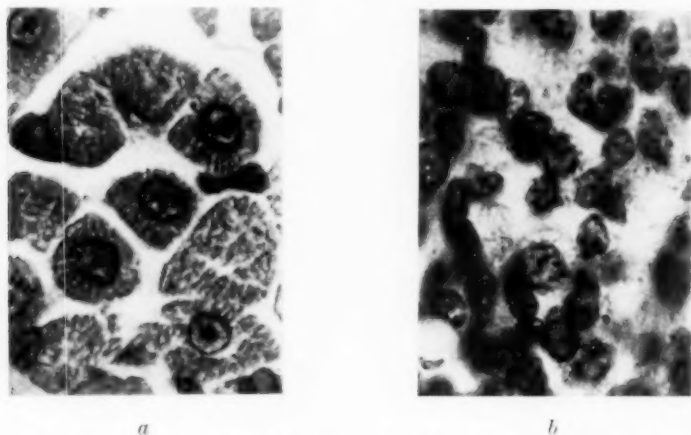


Abb. 21. Querschnitt durch Muskelfasern des Flexor antibrachii medialis. *a* von Nr. 3283 (Gruppe *a*: Kontrolle); *b* von Nr. 3286 (Gruppe *d*: 2×Th früh). Vergr. 1:1300.

Unterarm die Myofibrillen zwar spärlich, im übrigen aber deutlich ausgebildet sind, bestehen die Muskelanlagen der Mittelhand und der Finger noch aus undifferenzierten Zellanhäufungen.

Zusammenfassend ergibt sich also, daß bei Nr. 3286 Wachstums- und Differenzierungsprozesse nach anfänglich starker Beeinflussung seit längerer Zeit nur mehr sehr wenig fortgeschritten sind, so daß die Ausreifung der Gewebe bei diesem Tiere hinter dem von den Kontrollarven schon seit längerer Zeit erreichten Stande weit zurückgeblieben ist.

Besprechung der Ergebnisse.

Eindringlicher, als es bei den bisherigen, lediglich den äußerlich erkennbaren Befund berücksichtigenden Arbeiten der Fall war, zeigen die vorliegenden histologischen Untersuchungen, wie stark die Entwicklung der Extremitäten bei Froschlarven durch die Einwirkung

des Schilddrüsenhormones beeinflusst wird. Dabei ergab sich, daß, ähnlich wie bei der Entwicklung des Gesamtorganismus, auch bei der Entwicklung der Extremitäten zwei Vorgänge zu unterscheiden sind, die bis zu einem gewissen Grade voneinander unabhängig verlaufen können: nämlich Wachstum und Differenzierung. Denn wir sehen, daß die Differenzierung auch dann noch fortschreiten kann, wenn das Wachstum des Körpers wie schließlich auch das der Extremität selbst, unter dem Einfluß der Schilddrüsenwirkung zu verfrühtem Stillstand gekommen ist.

Was den Einfluß der Schilddrüsenfütterung auf das Wachstum anbelangt, so ergibt sich, wenigstens für die erste Zeit, ein bemerkenswerter Gegensatz im Verhalten des Körpers im allgemeinen und dem Verhalten der Extremitäten. Durch vorausgehende Untersuchungen von *Gudernatsch*, *Romeis*, *Giacomini*, *Kahn*, *Jarisch* u. a. ist erwiesen, daß die Schilddrüsenfütterung sehr bald zu einem Stillstand des Körperwachstums führt. In vielen Fällen kommt es darüber hinaus sogar zu einer sehr erheblichen Größenabnahme unter das zu Beginn des Versuches vorhandene Volumen. Im Gegensatz dazu zeigen die Anlagen der Extremitäten, wie die vorliegenden Untersuchungen erweisen, während der ersten Periode ein beträchtliches Wachstum, das so stark ist, daß die Extremitäten der Schilddrüsentiere zu einem bestimmten Zeitpunkte nicht nur relativ sondern auch absolut beträchtlich größer sind als die der Kontrolltiere, obwohl die Körpergröße der letzteren die der Thyreoidealarven um das mehrfache übertrifft. Die diesem Unterschied zugrunde liegenden Ursachen ergeben sich aus der Verschiedenheit, die bei Froschlarven in der Art des Wachstums von Körper und Extremität besteht. Durch die Untersuchungen von *Davenport* wie von *Schaper* ist festgestellt, daß die Größenzunahme der Froschlarven zum überwiegenden Teil auf einer Zunahme des Wassergehaltes und nur in viel geringerem Maße auf einer Neuanlagerung von organischer Substanz beruht. Dadurch unterscheidet sich das Wachstum der Froschlarven von dem anderer Tiere, bei welchen bekanntlich mit fortschreitender Embryonalentwicklung eine Verminderung des Wassergehaltes eintritt (vgl. *Aron* 13). Infolgedessen wird es bei der Froschlarve zu einem Stillstand des Wachstums kommen, wenn die Wasseraufnahme beschränkt wird, zu einer Verkleinerung, wenn darüber hinaus die Wasseraufgabe gesteigert wird. In früheren Versuchen (1914/15) konnte ich zeigen, daß die Schilddrüsenfütterung in der Tat in erster Linie einen erhöhten Verlust an Wasser zur Folge hat. Diese wasserausscheidende Wirkung steht in Einklang mit der Diurese, die *Eppinger* beim Säugetier durch Verfütterung von Schilddrüsenstoffen erzielen konnte. Der überaus hohe Wassergehalt der Froschlarven, der bis zu 96% des Gesamtgewichtes steigt, macht es verständlich, warum der bei diesen Tieren

zu erzielende Gewichtsabsturz den bei anderen Tierarten zu erreichenden weit übertreffen kann. Es ergibt sich also, daß sich die im *Kaulquappenversuch* zu beobachtende allgemeine Wachstumshemmung und Größenabnahme überwiegend aus dem Einfluß des aufgenommenen *Schilddrüsenhormones* auf den Wasserhaushalt erklärt. Daneben findet allerdings auch eine Steigerung des übrigen Stoffwechsels statt, wie ich an der Abnahme des Gehaltes an Trockensubstanz und der Zunahme der N-Ausscheidung, *Groebbels* durch den Nachweis einer absoluten und relativen Steigerung des Sauerstoffverbrauches nachweisen konnte. Die Mengenabnahme an organischer Substanz macht sich aber äußerlich gegenüber dem starken Wasserverlust wenig bemerkbar.

Aus den Untersuchungen *Davenports*, *Schapers* u. a. ist weiterhin bekannt, daß auch im normalen Verlauf der Larvalentwicklung, nämlich kurz vor der Metamorphose, eine starke Abnahme des absoluten Körpergewichtes eintritt, die überwiegend durch eine starke Wasserabgabe bedingt ist. Bei der Erörterung dieser Feststellung wirft *Schaper* die Frage auf, wie diese Wasserabgabe zu erklären ist, und kommt dabei zu der Auffassung, daß die landläufige Ansicht, die die direkte Veranlassung zu dem Wasserverluste des Larvenkörpers in der Veränderung der äußeren Lebensbedingungen sucht, nicht richtig sein kann. Er ist überzeugt, daß die primären Ursachen im Innern des Organismus zu suchen sind und zwar in zunächst noch unbekannten Veränderungen der strukturellen und chemischen Organisation der Zellen sowie in einer Umgestaltung des Stoffwechsels. Auch den bereits vorher eingetretenen Stillstand des Wachstums durch Wasseraufnahme sucht er in solchen inneren regulatorischen Einrichtungen. Er zieht dabei hauptsächlich vier Möglichkeiten in Betracht: nämlich 1. eine allmähliche Herabsetzung der Absonderung und Bildung osmotisch wirksamer Stoffe im Organismus. 2. eine vermehrte Eliminierung osmotisch wirksamer Stoffe aus dem Organismus. 3. ein Infunktiontreten mechanischer Widerstände, die trotz inneren osmotischen Überdruckes ein weiteres Eindringen von Wasser verhindern und 4. eine Veränderung der Durchlässigkeitsverhältnisse der einzelnen Zellen oder gewisser Zellhäute speziell für Wassermoleküle.

Auf Grund meiner vorausgehenden Darlegungen möchte ich nun annehmen, daß der bei der normalen Entwicklung der Froschlarven schließlich eintretende Stillstand der Wasseraufnahme wie der vor der Metamorphose eintretende starke Wasserverlust eine Folge einer gesteigerten Sekretion der tier eigenen Schilddrüse ist. Ein Beweis für diese Auffassung, welche die komplizierteren Annahmen *Schapers* überflüssig macht, liefert das Verhalten der Schilddrüse, die gerade um diese Zeit der Entwicklung, wie ich im nachfolgenden Teile meiner Arbeit auf Grund von Messungen noch beweisen werde, eine erhebliche

Vergrößerung erfährt. Es ist aber anzunehmen, daß im normalen Entwicklungsverlaufe mit einer Mengenzunahme des secernierenden Parenchyms eine gesteigerte Abgabe von Sekret Hand in Hand geht.

Eine viel geringere Rolle als bei der Zunahme des Körpervolumens spielt die reine Wasseraufnahme dagegen beim *Wachstum der Extremitäten*. Dasselbe beruht zumal während der ersten Periode der Entwicklung hauptsächlich auf einer Vermehrung der organischen Substanz, und zwar dadurch, daß sich das vorhandene Zellmaterial durch Teilung und Volumvergrößerung der geteilten Zellindividuen vermehrt. Natürlich ist damit auch eine Wasseraufnahme verbunden, die jedoch in Hinblick auf den dichten Bau des die junge Beinanlage aufbauenden Gewebes lange nicht den Umfang erreicht, als es in anderen Teilen des Organismus der Fall ist. Im weiteren Entwicklungsverlaufe tritt zu diesem Wachstum durch Zellvermehrung noch die Größenzunahme durch Ausarbeitung spezifischer Produkte, durch Differenzierung.

Da nun tatsächlich schon makroskopisch auf die Schilddrüsenfütterung hin ein verstärktes Wachstum der Extremitätenanlagen festzustellen ist, so war zu vermuten, daß sich als erstes, morphologisch nachweisbares Symptom der Schilddrüsenwirkung eine Steigerung der Zellteilungstätigkeit einstellt. Die mikroskopische Untersuchung

| Datum | Gruppe | Zahl der Mitosen | | | | Länge der hinteren Extremität |
|--------------------------|--------------------|---------------------------|--------------------------|---------------------------|--------------------------|-------------------------------|
| | | Vordere Extremität rechts | Vordere Extremität links | Hintere Extremität rechts | Hintere Extremität links | |
| 22. IV. | | | | | | |
| 1. Schilddrüsenfütterung | | | | | | |
| 23. IV. | a: Kontr. Nr. 3019 | 10 | 4 | 2 | 1 | |
| | c: 1×Th Nr. 3020 | 14 | 13 | 3 | 1 | |
| 24. IV. | a: Kontr. Nr. 3023 | 17 | 13 | 3 | 2 | 196 μ |
| 2. Schilddrüsenfütterung | c: 1×Th Nr. 3024 | 80 | 70 | 94 | 105 | 301 μ |
| 27. IV. | a: Kontr. Nr. 3029 | 12 | 22 | 7 | 5 | 290 μ |
| | d: 1×Th Nr. 3028 | 113 | 154 | 188 | 186 | 370 μ |
| | e: 2×Th Nr. 3030 | 193 | 150 | 581 | 580 | 360 μ |

der Extremitäten brachte hierfür den vollen Beweis (vgl. die Tabelle auf der vorhergehenden Seite).

Schon 24 Stunden nach der ersten Fütterung ist ein leichtes Ansteigen der Zellteilungen zu beobachten. Die Differenz ist jedoch noch so gering, daß sie noch innerhalb individueller Schwankungen liegen könnte. Drei bis fünf Tage nach der ersten Fütterung ist die Zunahme dagegen so stark, daß sie aus individuellen Unterschieden zufälliger Natur nicht mehr zu erklären ist. Da auch der äußerliche Größenunterschied zwischen den Extremitätenanlagen des Kontrolltieres und jenen der Schilddrüsentiere nicht so bedeutend ist, daß sich *daraus* die Vermehrung der absoluten Zahl der Mitosen bei letzteren erklären ließe, so ist die Steigerung der Zellteilungen zweifellos durch die Schilddrüsenfütterung veranlaßt. In Wirklichkeit dürfte die Zahl der Zellteilungen die in der Tabelle vermerkte noch übertreffen, da neben indirekten auch direkte Kernteilungen zu beobachten sind, über die sich aber keine zahlenmäßigen Angaben machen lassen. In Übereinstimmung mit diesen Beobachtungen steht, daß die aus dichtgelagerten Mesenchymzellen gebildeten Anlagen die Knospen der normalen Vergleichslarven sehr bald an Größe übertreffen, ohne daß in ihnen die zu dieser Zeit noch undifferenzierten Mesenchymzellen durch Wasseraufnahme lockerer gelagert wären.

Die erste morphologisch sichtbare Wirkung des aufgenommenen Schilddrüsenhormones besteht also in einer Anreizung der Zellteilungstätigkeit in den Anlagen definitiver Organe, wie z. B. in den Extremitäten.

Diese Wirkung, die mir schon seit Jahren aus den Zählungen der Mitosen in den Beinanlagen, in den Drüsen der Haut und Mundhöhle, der Zungenanlage und Kehlkopfanlage, bekannt ist, wurde auch von *Lim* (20) und von *Champy* (22) beobachtet. Der erstgenannte Autor gibt an, daß das Vorkommen der Mitosen bei den Thyreoideaquappen gegenüber dem bei den normalen Kontrolllarven zu erhebenden Befund zweifellos gesteigert ist. Besonders reichlich sind die Zellteilungen im Blut und in der Darmschleimhaut; auch in der Haut, im Bindegewebe, glatten und quergestreiften Muskelgewebe, in der Leber und Bauchspeicheldrüse, im Gehirn, in der *Ora serrata* der Retina und den Nasaldrüsen sind sie leicht wahrnehmbar. Viel ausführlicher als diese kurzen und durch keine Zählungen gestützten Angaben *Lims* sind die Feststellungen *Champys*, der durch Zählung für verschiedene Organe feststellte, wieviele mitotische Zellteilungen auf 4000 Zellen treffen und daraus einen Teilungskoeffizienten errechnete, d. h. eine Verhältniszahl zwischen der Zahl der in Teilung und der in Ruhe befindlichen Zellen. *Champy* kommt dabei zu dem Ergebnis, daß sehr starke Einwirkung von Schilddrüse auf Froschlärven in ganz bestimmten Regionen, die den Anlagen der definitiven Organe entsprechen, eine

beträchtliche Beschleunigung der Kernteilungen hervorruft. Andere Körpergegenden sind dagegen für diese Wirkung der Schilddrüse unempfindlich und degenerieren schließlich infolge schwerer Inanition, die durch Rückbildung des Darmes und den Nahrungsbedarf der wachsenden Zonen hervorgerufen wird.

Die vorliegenden Feststellungen über den Einfluß des Schilddrüsenhormones auf die Zellteilungen finden eine wertvolle Stütze in den Beobachtungen *Nowikoffs* (1908), nach welchen sich Paramaecien auf Zusatz von Schilddrüsenextrakt stärker vermehren. *Abderhalden* und *Schiffmann* (22) fanden kürzlich diese Steigerung der Teilungsintensität der Paramaecien bei Einwirkung von abgebauter Schilddrüsensubstanz bestätigt.

Man könnte vielleicht versucht sein, mit *Jarisch* die Weckung eines latent vorhandenen Fortentwicklungstriebes in den Anlagen der definitiven Organe durch die Wegräumung von Larventeilen anzunehmen. Dem widerspricht jedoch, daß die Zunahme der Teilungsgeschwindigkeit bereits vor der Einschmelzung larvaler Organe einsetzt. Ich kann daher dieser Auffassung nicht beipflichten. Auch als Hungerwirkung ist die Beschleunigung nicht aufzufassen, da die Tiere anfänglich noch vollkommen zur Nahrungsaufnahme befähigt sind. Im übrigen spielt der Hunger als entwicklungsförderndes Prinzip (*Barfurth*) bei sich normal entwickelnden Froschlarven höchstens bei Tieren, die kurz vor der Metamorphose stehen, eine Rolle; bei jüngeren Larven wird man dagegen vergeblich versuchen, durch Hungern eine Entwicklungsbeschleunigung zu erzielen.

Die vorliegenden Untersuchungen zeigen weiterhin, daß die Feststellung von *Jarisch*, daß Größe, gewebliche Reifung sowie die Ausbildung des Pigmentes der Extremitäten bei Schilddrüsentieren und Kontrolllarven die gleiche ist, nur für den Versuch des genannten Autors Geltung hat, aber nicht verallgemeinert werden darf. Schon im ersten Teil meiner Arbeit wies ich darauf hin, daß diese negative Wirkung bei *Jarisch* der Art der Dosierung und der Art der verfütterten Schilddrüsensubstanz zuzuschreiben ist. Denn bei entsprechender Versuchsanordnung läßt sich erweisen, daß die anfängliche Beschleunigung der Zellteilungen auch eine beschleunigte Differenzierung im Gefolge hat, die sich im vorliegenden Falle nicht nur auf die Extremität im engeren Sinne, sondern auch auf den ganzen Brustschulterapparat erstreckt.

Der Ablauf des beschleunigten Differenzierungsprozesses entspricht im Prinzip völlig dem normalen Entwicklungsablauf. Die Reihenfolge im Auftreten der Blastemverdichtungen der Vorknorpel- und Knorpelkerne steht in völliger Übereinstimmung mit jener, die von *Jordan*, *Lignitz*, *Braus* u. a. bei der Untersuchung der normalen Entwicklung aufgefunden wurde. Auch die Ausbildung von Knochengewebe erfährt

eine starke Beschleunigung, sowohl was die Entstehung von Ersatzknochen wie die von Deckknochen betrifft. Zeitlich läßt sich der erstere als eine um die Diaphyse des jungen Knorpelmodells gelegene Hülse früher feststellen als der letztere. Dagegen ist das Entstehen und Wachsen der Deckknochen (Thoracale, Cleithrum) sogar dann noch zu beobachten, wenn das Wachstum der perichondralen Knochenhülse zum Stillstand gekommen ist. Das in den vorliegenden Untersuchungen nachgewiesene *frühzeitige* Auftreten von Knochengewebe um die Diaphyse von Humerus usw. erscheint deshalb von allgemeinerem Interesse, als es sehr unwahrscheinlich ist, daß hier die Ausbildung von Knochengewebe die Folge eines funktionellen Reizes ist.

Die Beschleunigung der Differenzierung erstreckt sich nicht nur auf das Skelett, auch die Muskulatur, das umgebende Mesenchymgewebe, die Blut- und Lymphgefäße, das Nervengewebe nehmen daran Teil, so daß die Entwicklung im Bereich der Extremität und des Brustschulterapparates vollkommen harmonisch verläuft. Was die Hautbedeckung betrifft, so grenzt sich die die Beinanlage bekleidende, in ihrer Entwicklung in toto geförderte Epidermis scharf gegenüber der larvalen Hautdecke des Rumpfes ab. Während in der letzteren reichlich degenerierende, mit Pigment überladene Epithelzellen festzustellen sind, besitzt die erstere von früh an einen Bau, der mehr dem definitiven Typus nahesteht. In der subepidermalen Zone ist die Beschleunigung der Entwicklung am vorzeitigen Erscheinen des Stratum spongiosum und Stratum compactum der Lederhaut zu erkennen. In gleicher Weise treten auch die Hautdrüsenanlagen, die normalerweise erst kurz vor der Metamorphose sichtbar werden, sehr frühzeitig auf; nicht nur im Bereich der Extremitäten, sondern noch reichlicher am Rücken und in der Beckengegend, und zwar zuerst an jenen Stellen, die sich beim Frosch durch besonderen Reichtum an Drüsen auszeichnen. Ich habe auf diese Wirkung der Schilddrüsenfütterung schon früher hingewiesen; auch *Giacomini* (16) und *Champy* (22) erwähnen sie. Die Art und Weise ihrer Bildung entspricht im allgemeinen dem von *Maurer* (1895) bei der Untersuchung der normalen Entwicklung geschilderten Verlauf; wie ich oben genauer beschrieben habe, läßt sich an den Drüsenanlagen der Thyreoideatiere auch sehr bald zwischen Schleim- und Körnerdrüsenanlagen unterscheiden. Die unter bestimmten Verhältnissen beobachteten Mißbildungen der Drüsenbläschen fand ich in der Literatur bisher nicht erwähnt. Sie erklären sich zum Teil aus einer unvollkommenen Verlagerung der intraepithelialen Drüsenknospen, zum Teil aus einer sekundären Vorwölbung der atrophischen Epidermis (siehe S. 401 und 419). Das überaus frühe Erscheinen der Hautdrüsen gehört zu den wenigen Vorgängen, die den im allgemeinen trotz ihrer Beschleunigung zeitlich geregelt ablaufenden Entwicklungsprozessen vorausseilen.

Wie oben des Näheren ausgeführt wurde, ist das Wachstum der Extremitätenanlagen während der ersten Zeit der Schilddrüsenwirkung gesteigert. Dieser Zustand hält auch noch an, wenn sich in der Mesenchymknospe die oben beschriebene beschleunigte Differenzierung geltend macht, ja selbst dann noch, wenn die Körpergröße beträchtliche Abnahme zeigt; doch verringert sich die tägliche Wachstumsquote allmählich immer mehr, bis es schließlich zu einem Stillstand kommt. Derselbe ist zum Teil dadurch bedingt, daß der erhöhte Bedarf an Nahrungs- und Baustoffen, der zuerst aus dem aufgenommenen Futter, später aus den durch Abbau larvaler Organe freiwerdenden Substanzen bestritten wurde, nicht mehr gedeckt werden kann. Weiterhin wird aber auch der bereits oben erläuterten Wirkung der Schilddrüse auf den Wasserhaushalt Bedeutung zukommen. Der Rückgang des Wassergehaltes prägt sich morphologisch zunächst in einer Verminderung der flüssigen Interzellulärsubstanz, dann aber auch in einer Zunahme der Dichte des Zellprotoplasmas aus. Dasselbe färbt sich intensiver mit sauren Farbstoffen, die Zellgröße nimmt ab, hauptsächlich durch Verkleinerung des Protoplasmaleibes der Zelle, während der Kern, wohl in Anbetracht seiner an und für sich dichteren Beschaffenheit, weniger stark betroffen wird. In extremen Fällen ist das Protoplasma auf eine dünnste, selbst bei Anwendung von Immersionssystemen kaum mehr nachweisbare, den Kern umkleidende Hülle reduziert. Da aber die Vorgänge der Differenzierung, wie die Bildung von Myofibrillen, von Bindegewebsfibrillen, von Knochengewebe, letzten Endes auf der Tätigkeit des Protoplasmas beruhen, so nimmt es nicht wunder, daß mit der Verarmung an Protoplasma schließlich auch ein Stillstand der Differenzierungsprozesse eintritt, die zunächst trotz des Wachstumsstillstandes noch weiterliefen.

Schon im ersten Teil der vorliegenden Arbeit wurde an der äußeren Gestalt der Versuchstiere dargelegt, wie sehr das Ausmaß der durch die Schilddrüsenfütterung hervorgerufenen Veränderungen durch den Zeitpunkt, wie durch die Zahl der Fütterungen bestimmt wird. Diese Feststellungen erfahren durch die vorliegenden Untersuchungen der Extremitäten noch weitere wertvolle Ergänzungen. Von besonderem Interesse ist die Beobachtung, wie sich der Anstoß, den die Differenzierungsprozesse durch den Einfluß des zugeführten Schilddrüsenhormones erhalten, im Laufe der Zeit erschöpft. Es finden sich in diesem Falle bei den vorliegenden Versuchen drei Möglichkeiten verwirklicht: Ist die einverleibte Schilddrüsenmenge so niedrig, daß äußerlich keine wesentliche Veränderung des Körpers eintritt, so verläuft die Entwicklung der Extremitäten nach einer rasch vorübergehenden Wachstumsbeschleunigung allmählich wieder in normalen Bahnen. Das ist z. B. bei einmaliger Frühfütterung mit frischer Schilddrüse der Fall. Ist

die zugeführte Menge dagegen beträchtlich, so wird das gesteigerte Wachstum und die stark beschleunigte Differenzierung der Extremitäten häufig durch den frühzeitigen Tod der Tiere beendet. Wird dieser kritische Punkt dagegen überwunden, sei es, weil die aufgenommene Menge von Schilddrüsensubstanz etwas unter der Dosis letalis lag oder daß die individuelle Resistenz des Tieres gegenüber dem Schilddrüsenhormon stärker ist, so wird die ursprüngliche Beschleunigung der Extremitätenentwicklung von einer Hemmung abgelöst.

In diesen letztgenannten Fällen schlägt der anfänglich unter dem Einfluß des aufgenommenen Schilddrüsenhormones bestehende Hyperthyreoidismus in einen Zustand um, der vielfach Ähnlichkeit mit einer Unterfunktion der Schilddrüse bietet. Die Bildung von Knochengewebe, die zuerst, wie das frühzeitige Auftreten von perichondralem Knochen beweist, eine sehr ausgesprochene Förderung erkennen ließ, nimmt sichtlich ab, bis es zu einem beinahe vollständigen Stillstand der Ossifikation kommt. Diese Hemmung erstreckt sich darüber hinaus auch noch auf das Knorpel-, Vorknorpel- und Blastemstadium. So schreitet, um nur einiges zu erwähnen, bei diesen Tieren die Ausbildung des knorpeligen ventralen Brustschulterapparates nur sehr wenig fort; die Verschmelzung der Radius- und Ulnaanlage ist sehr verlangsamt, die blastematöse Anlage der Phalangen und ihre Umwandlung in das vorknorpelige Stadium stark verzögert.

Im Einklang mit dieser Beeinflussung der Skelettentwicklung stehen die Veränderungen, die sich in der Entwicklung der Skelettmuskulatur verfolgen lassen. Ebenso wie dort durch die Wirkung der Schilddrüsenfütterung ein frühzeitiges Auftreten der Mesenchymverdichtungen des Humerus, der Scapula usw. veranlaßt wird, ist hier ein beschleunigtes Erscheinen der Muskelanlagen zu verzeichnen, die dann in ihrer Entwicklung so günstig beeinflußt werden, daß die mit Schilddrüse gefütterten Tiere zu einer Zeit, zu der die Muskelanlagen der Kontrolltiere noch nicht einmal als blastematöse Zellverdichtungen erkennbar sind, schon isoliert verlaufende Muskelfasern mit wohldifferenzierten Myofibrillen besitzen. Ebenso wie bei der Skelettentwicklung kann aber auch hier unter Versuchsbedingungen, wie sie z. B. in Versuch A Gruppe d vorliegen, später ein Umschlag ins Gegenteil eintreten, so daß die Skelettmuskulatur dieser Tiere schließlich sowohl hinsichtlich Zahl und Dicke der einzelnen Muskelfasern, wie auch hinsichtlich Menge und Differenzierung der Myofibrillen im Vergleich zur Muskulatur der Kontrolltiere stark unterentwickelt ist.

Diese Umkehr der Wirkung wurde schon oben mit einer Erschöpfung des Organismus an wirksamer Schilddrüsensubstanz in Verbindung gebracht. Eine Stütze dieser Auffassung bietet die Beobachtung, daß man die Vorgänge der progressiven Entwicklung wie auch den

Abbau der larvalen Organe, der bei den im Rede stehenden Tieren ebenfalls zum Stillstand gekommen ist, durch erneute Zufuhr von Schilddrüsensubstanz wieder anzufachen vermag. Natürlich kann es bei den starken, bereits bestehenden, durch die vorausgegangenen Fütterungen verursachten Veränderungen zu keinem normalen Ablauf der Entwicklung mehr kommen; die auf die erneute Schilddrüsenfütterung hin am Skelett eintretenden Veränderungen, wie z. B. die Weiterentwicklung des ventralen Brustschulterapparates, die zu einer Vereinigung des rechten und linken Epicoracoids in der Mittellinie führt, sind aber zweifellos im Sinne einer Entwicklungsförderung zu deuten, während dem durch neuerliche Fütterung veranlaßten Durchbruch der Opercularmembran wieder ein resorptiver Vorgang zugrunde liegt. So stark ist also der entwicklungsanregende Einfluß der Schilddrüse, daß eine erneute Schilddrüsenverabreichung selbst bei Tieren, deren Reserven an Baustoffen dank der ersten Einwirkungsperiode mehr oder weniger erschöpft sind, nicht nur Abbau, sondern auch Aufbau veranlaßt. Die Ausbildung von perichondralem Knochengewebe erfährt dabei allerdings keine besondere Anregung mehr. Es ist nahelegend, die Ursache hierfür in einer durch die früheren Schilddrüsenfütterungen hervorgerufenen Beeinflussung des *Ca*-Stoffwechsels zu suchen, doch wird diese Frage in einem späteren, die Epithelkörperchen betreffenden Abschnitt noch näher zu erörtern sein.

Schon bei der Beschreibung der histologischen Befunde war des öfteren Gelegenheit, auf die ungewöhnlich plumpe Form des Extremitätenskelettes hinzuweisen. Sehr deutlich geht dieses Mißverhältnis zwischen Länge und Breite aus der nachfolgenden Übersicht (S. 434) hervor, in welcher die Längen- und Breitenmaße des Humerus zusammengestellt sind.

Während im normalen Verlauf der Entwicklung das Knochenmodell des Humerus immer schlanker wird, dadurch, daß es rascher in die Länge als in die Breite wächst, ist bei den Thyreoideatieren das Umgekehrte der Fall; nach einer kurzdauernden Periode verstärkten Längenwachstums klingt dasselbe immer mehr ab, während die Dickenzunahme noch fortschreitet. Das ist insbesondere bei den Tieren der Gruppe d der Fall, die nur zu Beginn des Versuches stark mit Schilddrüse gefüttert wurden und allmählich in einen Zustand gerieten, der an die Folgen einer Unterfunktion der Schilddrüse erinnert. Es handelt sich also bei diesen letztgenannten Tieren sicher nicht um einen sog. proportionierten Zwergwuchs.

Die vorliegenden Ergebnisse lassen die Frage aufwerfen, wie weit sich die beschriebenen Vorgänge mit ähnlichen, bei Säugetieren und beim Menschen beobachteten und mit der Schilddrüse in Verbindung gebrachten Entwicklungsstörungen in Parallele setzen lassen. Ihre Be-

| | Nr. 3208 | Nr. 3226 | Nr. 3227 | Nr. 3228 |
|---------------|------------|--------------|------------|------------|
| Fütterungsart | Gr. c 2×Th | Gr. a Kontr. | Gr. c 2×Th | Gr. c 2×Th |
| Humerus Länge | 480 μ | 520 μ | 344 μ | 410 μ |
| Dicke | 88 μ | 88 μ | 97 μ | 113 μ |
| Dicke : Länge | 1 : 5,4 | 1 : 5,9 | 1 : 3,5 | 1 : 3,6 |

| | Nr. 3245 | Nr. 3246 | Nr. 3247 | Nr. 3248 |
|---------------|--------------|----------------|------------|------------|
| Fütterungsart | Gr. a Kontr. | Gr. b 2×Thspät | Gr. c 4×Th | Gr. c 4×Th |
| Humerus Länge | 647 μ | 980 μ | 700 μ | 554 μ |
| Dicke | 126 μ | 160 μ | 170 μ | 150 μ |
| Dicke : Länge | 1 : 5,1 | 1 : 6,1 | 1 : 4,1 | 1 : 3,7 |

| | Nr. 3249 | Nr. 3250 | Nr. 3258 | Nr. 3259 |
|---------------|------------|------------|--------------|------------|
| Fütterungsart | Gr. d 2×Th | Gr. e 1×Th | Gr. a Kontr. | Gr. c 4×Th |
| Humerus Länge | 428 μ | 487 μ | 1140 μ | 570 μ |
| Dicke | 118 μ | 113 μ | 225 μ | 150 μ |
| Dicke : Länge | 1 : 3,6 | 1 : 4,3 | 1 : 5,1 | 1 : 3,8 |

| | Nr. 3265 | Nr. 3263 | Nr. 3264 | Nr. 3283 | Nr. 3286 |
|---------------|--------------|------------|------------|--------------|------------|
| Fütterungsart | Gr. a Kontr. | Gr. d 2×Th | Gr. d 2×Th | Gr. a Kontr. | Gr. d 2×Th |
| Humerus Länge | 840 μ | 550 μ | 312 μ | 1800 μ | 500 μ |
| Dicke | 110 μ | 134 μ | 117 μ | 240 μ | 160 μ |
| Dicke : Länge | 1 : 7,6 | 1 : 4,1 | 1 : 2,7 | 1 : 7,5 | 1 : 3,1 |

antwortung möchte ich jedoch auf einen späteren Abschnitt meiner Arbeit zurückstellen, da eine sofortige Erörterung nur dann angezeigt wäre, wenn die im Kaulquappenversuch an den Extremitäten zutage tretenden Veränderungen in ihrer Gesamtheit durch eine unmittelbare Wirkung der einverleibten Schilddrüsensubstanz veranlaßt wären. Das ist indessen nicht der Fall. Denn da sich bei der histologischen Untersuchung der Thyreoidealärven zeigte, daß auch die tiereigenen Incretorgane starke Veränderungen zeigen, muß insbesondere für die Spätfolgen der Schilddrüsenfütterung auch eine Mitwirkung einer durch diese Beeinflussung veranlaßten Secretionsstörung der betreffenden Organe in Betracht gezogen werden. Dies um so mehr, als gerade bei den Froschlarven ein Teil der Incretorgane sehr frühzeitig in Tätigkeit tritt, weshalb sich auch ein Ausfall oder eine Störung ihrer Secretion früher bemerkbar machen wird, als es z. B. im Embryonalleben von

Säugern der Fall ist. Nach meinen Beobachtungen zieht die Schilddrüsenfütterung in erster Linie eine Veränderung der Hypophysis nach sich, die dann eine entsprechende Rückwirkung auf den Organismus zur Folge hat. Bei dieser Sachlage möchte ich eine allgemeine Diskussion der Beziehungen zwischen Schilddrüse und Skelettentwicklung so lange verschieben, bis in den folgenden Abschnitten das morphologische Verhalten der Incretorgane dargelegt ist.

Dabei werden aber auch die Veränderungen zu berücksichtigen sein, die die Schilddrüsenfütterung direkt oder indirekt im Zentralnervensystem der Kaulquappen nach sich zieht. Vielleicht bietet sich hier die Möglichkeit tiefer in die morphologische Seite des Problems der Wechselbeziehungen zwischen Incretorganen und Nervensystem einzudringen, ein Problem, das nunmehr nach dem allmählichen Abebben der humoralen Begeisterungswelle wieder in den Vordergrund zu treten beginnt. Je eingehender man den beinahe zwangsläufigen Ablauf der Prozesse betrachtet, der bei Froschlarven durch die Aufnahme von Schilddrüsensubstanz ausgelöst wird, desto mehr drängt sich der Vergleich mit dem verfrühten und beschleunigten Ablaufen eines Uhrwerkes nach vorzeitiger Ausschaltung einer Hemmung auf. Die histologische Untersuchung des Gehirns der Schilddrüsenlarven, auf dessen Formveränderungen schon von *Cooksey* hingewiesen wurde, wie auch Versuche an enthirnten Kaulquappen, über die ich noch berichten werde, machen es wahrscheinlich, daß bei der Beschleunigung der Entwicklung wie auch bei dem Vorgang der Metamorphose überhaupt auch dem Abbau und Aufbau bestimmter Zentren des larvalen Nervensystems eine bedeutsame Rolle zufällt.

Literaturverzeichnis.

- Abderhalden, E.* u. *Schiffmann, O.* (1922): Weitere Untersuchungen über die von einzelnen Organen hervorgebrachten Substanzen mit spezifischer Wirkung. 7. Mitteilung. Chemotaktische Versuche an Paramäcien und Untersuchungen über die Geschwindigkeit ihrer Teilung. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 194. — *Aron, H.* (1913): Biochemie des Wachstums des Menschen und der höheren Tiere. Jena: G. Fischer. — *Braus, H.* (1906): Vordere Extremität und Operculum bei *Bombinator*-Larven. *Morphol. Jahrb.* Bd. 35. — Ders. (1908): Gliedmaßenpflöpfung und Grundfragen der Skelettbildung. Teil I. Ebenda Bd. 39. — Ders. (1919): Der Brustschulterapparat der Froschlurche. *Sitzungsber. d. Heidelberg. Akad. d. Wiss., Mathem.-naturw. Kl., Abt. B.* — *Champy, Ch.* (1922): L'action de l'extrait thyroïdien sur la multiplication cellulaire. *Arch. de morphol. gén. et exp.* Fasc. 4. — *Cooksey, W. B.* (1922): Changes produced in the larval brain of *Rana pipiens* by thyroid feeding. *Endocrinology.* Bd. 6. — *Davenport, C. B.* (1897): The rôle of water in growth. *Proc. of the Boston soc. nat. hist.* Vol. 28. — *Fuchs, H.* (1912): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates der Wirbeltiere. I. Mitt. Über die Entwicklung der Clavicula bei *Talpa europaea* und *Erinaceus europaeus*. *Zeitschr. f. Morphol. u. An-*

thropol. Sonderheft 2. — Ders. (1922): Desgl. 2. Mitt. Über den Schultergürtel der Amphibia anura nach Untersuchungen am braunen Grasfrosch. Ebenda. Bd. 22. — *Gegenbaur, K.* (1865): Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 2. Schultergürtel der Wirbeltiere. Leipzig: Engelmann. — Ders. (1898): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 1. Bd. Leipzig. — *Giacomini, E.* (1914): Presentazione di girini di *Rana temporaria* e di avannotti di *Salmo fario* nutriti con tiroide di bue. R. accad. d. scienze dell' ist. di Bologna, Classe di sc. fis. N. S. Vol. 18. — Ders. (1916): Osservazioni macro- e microscopiche sopra giovanissimi girini die rana metamorfosati per l'azione della jodotirina e di preparati di tiroide secca. Ibid. Vol. 20. — Ders. (1917): Ulteriori esperimenti di nutrizione dei girini di rana con glandola tiroide, con preparati di glandola tiroide secca e con jodotirina. Ibid. Vol. 21. — *Goette, A.* (1875): Die Entwicklungsgeschichte der Unke. — Ders. (1877): Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere. 1. Über das Brustbein und den Schultergürtel. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 14. — *Groebbel, Fr.* (1922): Unzureichende Ernährung und Hormonwirkung. 2. Mitt. Der Einfluß unzureichender Ernährung und Schilddrüsenfütterung auf den Sauerstoffverbrauch von Larven der *Rana temporaria*. Zeitschr. f. Biol. Bd. 75. — *Gudernatsch, F.* (1912): Feeding Experiments on Tadpoles. 1. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 35. — Ders. (1914): Feeding experiments on Tadpoles. 2. Americ. journ. of anat. Vol. 15. — *Jarisch, A.* (1920): Über die Wirkung der Schilddrüse auf Kaulquappen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 179. — *Jordan, P.* (1888): Die Entwicklung der vorderen Extremität der anuren Batrachier. Diss. Leipzig. — *Kahn, R. H.* (1916): Zur Frage der Wirkung von Schilddrüse und Thymus auf Froschlarven. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 163. — *Lignitz, W.* (1897): Die Entwicklung des Schultergürtels beim Frosch. Diss. Leipzig. — *Lim, R. K. S.* (1920): The histology of tadpoles fed with thyroid. Quat. journ. of exp. physiol. Vol. 12. — *Maurer, Fr.* (1895): Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig: Engelmann. — *Novikoff, M.*: Über die Wirkung des Schilddrüsenextraktes und einiger anderer Organstoffe auf Ciliaten. Arch. f. Protistenk. Bd. 11. — *Romeis, B.* (1913/15): Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung innersekretorischer Organe. 1. Teil. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 37. — Ders. (1914/15): Desgl. 2. Teil. Ebenda Bd. 40, 41. — Ders. (1915): Desgl. 3. Teil. Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 14. — Ders. (1916): Desgl. 4. Teil. Ibid. Bd. 5. — Ders. (1918): Desgl. 5. Teil. Ibid. Bd. 6. — Ders. (1921): Desgl. 6. Teil. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 173. — Ders. (1920): Der Einfluß innersekretorischer Organe auf Wachstum und Entwicklung von Froschlarven. Naturwissenschaften Bd. 8. — Ders. (1922): Versuche zur Isolierung des Schilddrüsenhormones. 1. Teil. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 50. — Ders. (1922): Desgl. 2. Teil. Biochem. Zeitschr. Bd. 133. — Ders. (1923): Histologische Untersuchungen zur Analyse der Wirkung der Schilddrüsenfütterung auf Froschlarven. 1. Teil. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. Bd. 98. — Ders. (1923): Untersuchungen über die Wirkung des Thyroxins. 2. Teil. Biochem. Zeitschr. Bd. 141. — Ders. (1923): Desgl. 3. Teil. Ebenda.

Physiologische Untersuchungen an Spermatozoen und Eiern.

Ein Beitrag zum Befruchtungsproblem.

Sammelreferat von

Privatdozent Dr. phil. et med. Ernst Gellhorn.

(Aus dem Physiologischen Institut der Universität Halle a. S.)

Mit 1 Textabbildung.

(Eingegangen am 21. Juni 1923.)

Wenn wir die zellphysiologische Literatur überblicken, so bemerken wir, daß die Forscher vor allem zwei Substrate für die Lösung ihrer Probleme bevorzugt haben, erstens einzellige Lebewesen (vgl. z. B. *Verworn*¹⁾ Protistenstudien), zweitens die roten Blutkörperchen der Säugetiere, speziell des Menschen. So wichtige Aufschlüsse wir diesen Untersuchungen verdanken, so scheinen sie mir aus folgendem Grunde dringend der Ergänzung zu bedürfen. Wenn auch das einzellige Lebewesen im Vergleich zu dem komplizierten Aufbau der höheren Tiere in anatomischer und physiologischer Hinsicht als relativ einfach angesehen werden darf und deshalb mit großem Erfolg zum Studium der Grundprinzipien des Lebens verwandt wurde, so ist es doch insofern wieder komplexer als die Zellen, die die Metazoen zusammensetzen, weil in diesen bereits eine weitgehende Teilung der Funktion eingetreten ist, während bei den Protisten die verschiedensten Funktionen auf kleinstem Raume ihr anatomisches Substrat besitzten. Diese Tatsache rechtfertigt es, Untersuchungen gerade an den Einzelzellen der Metazoen anzustellen. Die Wahl der roten Blutkörperchen der Säugetiere scheint mir aber für allgemein-physiologische Probleme deshalb nicht besonders glücklich, weil diese kernlosen Zellen nicht als vollwertig betrachtet werden können. Die leichte Beschaffung des Materials ist wohl auch neben der speziell physiologischen Bedeutung der Erythrocyten der wichtigste Gesichtspunkt für die Wahl dieses Substrates gewesen. Gerade deshalb aber erscheint es mir nötig, auch kernhaltige Zellen der Metazoen in größerem Maße für zellphysiologische Untersuchungen heranzuziehen, die uns auch bei den höheren Säugetieren und beim Menschen in größerer Zahl zur Verfügung stehen. Hierfür sind die Spermatozoen in besonderem Maße geeignet.

Aber über den Rahmen der allgemeinen Physiologie hinaus verdienen vielleicht an den Generationszellen angestellte Versuche deshalb Beachtung, weil sie Fragen berühren, die auch für den Vererbungsforscher von großem Interesse sind. Es ist bekanntlich *Oscar Hertwig* durch Anwendung von Radiumstrahlen sowie auch durch chemische Eingriffe (Chloralhydrat, Styrechin, Methylenblau) gelungen, das Idioplasma der Spermatozoen von *Rana temporaria* so zu beeinflussen, daß die befruchteten Eier sich in pathologischer Weise entwickelten. Diese Tatsache ist gewiß von einem großen wissenschaftlichen Interesse. Es bleibt aber die Frage noch offen, inwieweit diese Versuche auch eine physiologische bzw. pathophysiologische Bedeutung besitzen. Hierauf sollen die folgenden Versuche eine Antwort geben.

¹⁾ *Max Verworn*, Psychophysiologische Protistenstudien. Jena 1889.

Der Ausgangspunkt für diese Untersuchungen bildeten Beobachtungen an den Spermatozoen verschiedener Tierklassen, die in einem verschieden gear- teten Milieu ihre physiologische Funktion vollziehen. Die Spermatozoen des Seeigels (*Echinus miliaris*) werden in das Meerwasser, die des Frosches in das Süßwasser abgelegt, während für das Säugetiersperma die innere Befruchtung notwendig ist. Wenn wir auch gerade aus den Untersuchungen über künstliche Nährlösungen zum Studium überlebender Organe (*Ringer, Locke, Tyrode, Friedenthal*¹⁾) wissen, daß zwischen dem Blut der höheren Tiere, das auch als eine äquilibrierte Salzlösung im Sinne von *Jacques Loeb* aufzufassen ist und dem Meerwasser hinsichtlich des Salzgehaltes kein prinzipieller, sondern nur ein gradueller Unterschied vorliegt, so konnte doch gerade mit Rücksicht auf diese Tatsache ein verschiedenes Verhalten der Spermatozoen von *Echinus*, *Rana* und Meerschweinchen erwartet werden, das als Anpassung an ein bestimmtes Milieu gedeutet werden könnte. In den Versuchen ging ich dabei so vor, daß zu einer für die Spermatozoen als physiologisch anzusehenden Flüssigkeit (für *Echinus*: Meerwasser, für *Rana*: Leitungswasser und für Meerschweinchen-spermatozoen: *Ringersche* Flüssigkeit für Warmblüter) bestimmte Salze hinzugefügt wurden und ihre Wirkung auf die Lebensdauer sowie die Intensität der Beweglichkeit der Spermatozoen im Mikroskop beobachtet wurde. Diese Versuche ergaben, daß die Lebensdauer der drei untersuchten Spermatozoen- arten durch Magnesiumchlorid verlängert und ihre Beweglichkeit vermehrt wird. Am *Echinus* wirken in gleicher Weise Kaliumchlorid, Calciumchlorid und Strontiumchlorid, während an den Spermatozoen von *Rana* und *Bufo* nur CaCl_2 die Beweglichkeit fördert, hingegen KCl und SrCl_2 lähmend wirken. Am Warm- blütersperma aber, das physiologischerweise von äußeren Einflüssen am meisten geschützt ist, lähmen CaCl_2 , SrCl_2 und KCl .

Wir wissen nun durch zahlreiche Untersuchungen, daß es bei den Salz- wirkungen nicht nur auf die Natur und Quantität eines Salzes ankommt, sondern auch auf das relative Verhältnis zu anderen in der gleichen Lösung vorhandenen Ionen. In einer $\text{KCl} + \text{CaCl}_2$ enthaltenden Nährlösung bewirkt z. B. am Herzen die Vermehrung des KCl -Gehaltes die gleichen Erscheinungen wie die Vermin- derung von CaCl_2 . Es mußte deshalb noch unter einfacheren Bedingungen untersucht werden, ob die Salze an verschiedenen Spermatozoenarten eine differente Wirkung entfalten, eine Untersuchung, die auch für die Theorie der Salzwirkung von Wichtigkeit ist.

Zu diesem Zwecke wurde in $\frac{1}{40}$ Normallösungen von NaCl , KCl , LiCl , NH_4Cl , CsCl und RbCl die Beweglichkeit von Frosch- und Meerschweinchen- spermatozoen untersucht und für letztere Dextrose zur Herstellung der Isotonie hinzugefügt. Ordnet man die Kationen nach dem Grade der Schädlichkeit in eine Reihe, indem man mit dem unschädlichsten beginnt, so ergibt sich:

Rana temporaria: $\text{Li} < \text{Cs} < \text{Na} < \text{NH}_4 < \text{K}, \text{Rb}$,

Meerschweinchen: $\text{K}, \text{Rb} < \text{Na} < \text{NH}_4 < \text{Cs} < \text{Li}$.

Die Reihenfolge der einzelnen Kationen ist also fast dieselbe geblieben, nur ihre Richtung hat eine völlige Umkehrung erfahren.

Zunächst geht aus diesen Untersuchungen hervor, daß tatsächlich Warm- und Kaltblüterspermatozoen völlig verschieden reagieren. Um so bemerkens- werter erscheint zunächst die große Übereinstimmung in den beiden Kationen- reihen, wenn man von ihrer Richtung absieht.

Die hier an den Spermatozoen festgestellte Kationenreihe ist uns nun aus einer Reihe von Untersuchungen wohl bekannt. Ich erwähne hier nur die fol-

¹⁾ Vgl. bezüglich der Literatur *A. Tschermak*, Allgemeine Physiologie I, 126. 191 6.

genden Tatsachen: Die roten Blutkörperchen des Rindes werden durch die Alkalichloride in verschieden starkem Grade hämolysiert, und zwar gilt die Reihe¹⁾ $\text{Li, Na} < \text{Cs} < \text{Rb} < \text{K}$. Fügt man aber zu Alkalichloriden noch Saponin hinzu²⁾, so gilt für die Schnelligkeit der eintretenden Hämolysen die umgekehrte Reihe: $\text{Na} > \text{Cs}$, $\text{Li} > \text{Rb} > \text{K}$. Weiterhin wissen wir, daß die Erregbarkeit der quergestreiften Muskulatur³⁾ des Frosches am schnellsten in KCl , am langsamsten in NaCl erlischt nach Maßgabe der Reihe: $\text{Na} < \text{Li} < \text{Cs} < \text{NH}_4 < \text{Rb} < \text{K}$. Auch die Untersuchung der Ruhestrome führt nach Hoeber⁴⁾ zu der gleichen Reihe. Besonders interessant mit Rücksicht auf die nahen physiologischen Beziehungen zwischen Flimmer- und Geißelbewegung ist für uns der Befund, daß am Flimmerepithel⁵⁾ der Rachenschleimhaut des Frosches die Reihe: $\text{K} < \text{Rb} < \text{NH}_4 < \text{Na} < \text{Cs} < \text{Li}$ als gültig erwiesen wurde. Hier bleibt die Flimmerbewegung am längsten in KCl , am kürzesten in LiCl erhalten.

Wir ersehen aus diesen Angaben, daß die gleiche Reihe an den verschiedensten Substraten erhalten wird. Dabei ist die Reihenfolge der Kationen charakteristischer als die Richtung der Reihe, wie die erwähnten Untersuchungen an den roten Blutkörperchen dartun, in denen unter verschiedenen Bedingungen die Richtung der Reihe sich umkehrt, während die Reihenfolge der einzelnen Glieder dieselbe bleibt.

Die Erklärung für das Auftreten der Reihe ist auf kolloidchemischem Gebiete zu suchen. Die Fällbarkeit von Hühnerweiß⁶⁾ durch die Alkalichloride erfolgt je nach der Reaktion nach den folgenden Reihen:

bei saurer Reaktion: $\text{Cs} < \text{Rb} < \text{K} < \text{Na} < \text{Li}$,

bei neutraler Reaktion: $\text{Li} < \text{Cs} < \text{Na} < \text{Rb} < \text{K}$,

bei alkalischer Reaktion: $\text{Li} < \text{Na} < \text{K} < \text{Rb} < \text{Cs}$.

Es liegt daher der Schluß nahe, daß die Kationenreihe, die wir an verschiedenen biologischen Substraten kennen gelernt haben, bedingt ist durch Einwirkung der Salze auf die *neutralen* Kolloide der Zelle. Die Kationenreihe ist daher als Übergangsreihe (Hoeber) aufzufassen. Die Berechtigung, die in vitro an Kolloiden beobachtete Übergangsreihe für die Erklärung der physiologischen Kationenreihe heranzuziehen und damit auch den Salzwirkungen im Organismus eine kolloidchemische Begründung zu geben, geht besonders deutlich aus Versuchen am *M. gastrocnemius* des Frosches hervor, in denen nach eigenen Untersuchungen⁷⁾ die Kationen die Quellung des Muskels nach der Reihe: $\text{Li} < \text{Na} < \text{Cs} < \text{Rb} < \text{K}$ bewirken. Der Muskel quillt am stärksten in KCl am schwächsten in LiCl .

Aber nicht nur den Kationen kommt eine spezifische Wirkung auf die Zellkolloide zu, sondern auch den Anionen. Dabei ergeben die Untersuchungen an *Rana temporaria*- und an Meerschweinchenspermatozoen die gleiche Reihe. Sie lautet (es werden nur Natriumsalze verwendet):

$\text{Tartrat} < \text{SO}_4 < \text{Phosphat} < \text{Acetat} < \text{NO}_3 < \text{Br} < \text{Cl} < \text{J, Citrat} < \text{F, SCN}$.

¹⁾ R. Hoeber, Biochem. Zeitschr. 1908. 14, 209.

²⁾ Miculicich, Zentralbl. f. Physiol. 1910. 24, 523.

³⁾ Vgl. R. Hoeber, Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 4. Aufl. 1914. S. 497.

⁴⁾ R. Hoeber, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 1905. 106, 599.

⁵⁾ Weinland, Ibid. 1894. 58, S. 105. R. Hoeber, Biochem. Zeitschr. Bd. 17, S. 518. 1909.

⁶⁾ Hoeber, Hofmeisters Beiträge Bd. 11, S. 35. 1907.

⁷⁾ E. Gellhorn, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 200, S. 583. 1923.

Die Beweglichkeit der Spermatozoen bleibt sehr lange in den Natriumsalzen der ersten Gruppe erhalten, während sie in NaSCN schnell erlischt. Diese Reihe stimmt wieder sehr gut mit der von Lillie¹⁾ am Flimmerepithel von *Mytilus edulis* gefundenen überein. Auch an den Blutkörperchen, dem Muskel usw. sowie im in vitro-Versuch an Kolloiden hat man diese Reihen hervorrufen können, so daß wir auch für die Anionen im Sinne der Hoeberschen Theorie annehmen müssen, daß Kationen und Anionen den kolloidalen Zustand des Gewebes in bestimmter Weise beeinflussen.

Die auffallende Tatsache, daß sowohl innerhalb der Kationen wie der Anionenreihe bedeutende Unterschiede hinsichtlich der Beeinflussung der Beweglichkeit der Spermatozoen vorhanden sind, macht es wahrscheinlich, daß die Giftwirkung eines Ions durch ein anderes aufgehoben werden kann. In der Tat zeigten die Versuche sehr deutlich, daß die Beweglichkeit der Spermatozoen in NaCl + KCl bedeutend länger erhalten bleibt als in KCl, und weiter, daß auch die Halogensalze des Natriums durch Natriumtartrat, -acetat, -phosphat auch bei genau neutraler Reaktion entgiftet werden können. Für die sonst vielfach studierten entgiftenden Wirkungen zwei- und mehrwertiger Kationen konnten auch an den Spermatozoen zahlreiche Beispiele erhalten werden. So ergab sich, daß Ca, Sr, Mg, Ba, Fe und Pb in geeigneter Konzentration imstande sind, starke antagonistische Wirkungen gegenüber dem NaCl zu entfalten.

Die bisher festgestellten Befunde, nämlich die Geltung der Übergangsreihen sowohl der Kationen (Alkalimetalle) wie der Anionen und die innerhalb jeder dieser Reihen bestehenden Antagonismen sowie die entgiftende Wirkung mehrwertiger Kationen auf die Alkalichloride, suchte ich noch durch weitere Untersuchungen sicherzustellen und in ihrer Bedeutung auch für die spezielle Physiologie der Spermatozoen zu würdigen. Zu diesem Zwecke ließ ich auf die Spermatozoen bestimmte Salze eine Zeit lang einwirken und verwendete sie darauf zur Befruchtung normaler Eier. Wird lediglich die Beweglichkeit der Spermatozoen durch die Salze in verschiedenem Grade beeinflußt, so kann erwartet werden, daß die Höhe der Befruchtungsziffer, d. h. die Zahl der befruchteten Eier, im Sinne der oben besprochenen Reihen verschieden ist. Es bestand aber weiterhin die Möglichkeit, daß die Salze auch sonst den Zellchemismus in irgendeiner Richtung verändern und auf diese Weise die Entwicklung der Eier in spezifischer Weise beeinflussen. Untersuchungen in dieser Richtung waren um so wichtiger, als Oscar Hertwig²⁾ sowohl durch physikalische Eingriffe (Radiumstrahlen) sowie durch chemische Reize (Chloralhydrat, Strychnin) die Spermatozoen des Frosches so stark verändern konnte, daß die befruchteten Eier sich in pathologischer Weise entwickelten. Die Bedeutung dieses Befundes auch für die menschliche Pathologie liegt auf der Hand und deshalb schien mir eine Erweiterung seiner Versuche dringend geboten, um die Entscheidung über der Bedeutung einer spermatogenen Entwicklungsstörung zu bringen.

Sämtliche Versuche wurden an *Rana temporaria* ausgeführt. Die Zeit der Vorbehandlung der Spermatozoen schwankte zwischen 20 Minuten und 4 Stunden. Die Entwicklung der Eier zu Kaulquappen wurde verfolgt und die Versuche erst nach mehreren Wochen abgebrochen, nachdem die Hinterbeine bereits zum Durchbruch gekommen waren.

Die Vorbehandlung der Spermatozoen mit den Alkalichloriden ergab in einem typischen Versuche die folgenden Befruchtungsziffern:

¹⁾ Lillie, Americ. Journ. of physiol. Bd. 10, 17 und 24.

²⁾ O. Hertwig, Sitzungsber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. 20. Juni 1912 und 12. Juni 1913.

| | |
|--------------------|------|
| CsCl | 39%, |
| NH ₄ Cl | 0%, |
| NaCl | 36%, |
| LiCl | 60%, |
| RbCl | 0%, |
| KCl | 0%, |

d. h. es gilt die Reihe: Li, Cs < Na < NH₄, Rb, K. Charakteristisch sind auch hier wieder die geringen Unterschiede zwischen den Kationen der ersten Gruppe (Li, Cs, Na) und der zweiten Gruppe (NH₄, Rb, K), während zwischen diesen Gruppen große Differenzen bestehen. Die mikroskopische Beobachtung der Beweglichkeit der Spermatozoen hatte zu den gleichen Ergebnissen geführt.

Werden die Spermatozoen nach Vorbehandlung mit verschiedenen Natriumsalzen zur Befruchtung normaler Eier verwendet, so wurden folgende Durchschnittszahlen erhalten:

| | | |
|-----------------|----------------|---------------|
| { Phosphat 86%, | { Sulfat 73%, | { Nitrat 53%, |
| { Tartrat 82%, | { Chlorid 70%, | { Citrat 39%, |
| { Acetat 81%, | { Bromid 65%, | { Jodid 25%. |

Berücksichtigt man, daß die Befruchtungsziffern nicht geringe Variationen in den einzelnen Versuchen aufweisen, so muß auch die Übereinstimmung dieser Anionenreihe mit der Reihe, die aus der Beobachtung der Beweglichkeit der Spermatozoen hergeleitet worden war, als eine gute bezeichnet werden.

Ähnliche Resultate ergaben sich, wenn man die Spermatozoen in bestimmten Elektrolytgemischen vorbehandelte. Die Einwirkung von KCl während 30 Minuten auf die Spermatozoen von *Rana temporaria* bewirkte stets, daß die Entwicklung der besamten Eier fast vollständig ausblieb. Dagegen wurde bei Verwendung von NaCl + KCl aa sogar noch nach 45 Minuten dauernder Einwirkung eine Befruchtungsziffer von 70% erzielt. In gleichem Sinne sind auch die alkalischen Erden wirksam, wie die folgende Tabelle zeigt. Nur ist eine relativ hohe Konzentration dieser Kationen notwendig, um KCl zu entziffern.

Tabelle.

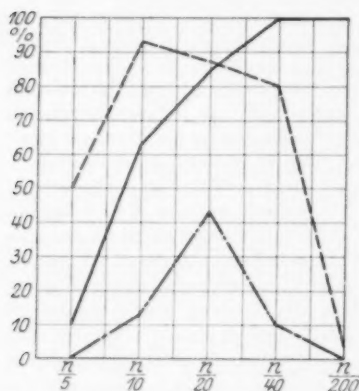
Dauer der Vorbehandlung 40 Minuten.

| | Befruchtungsziffer |
|--|--------------------|
| 1. KCl | 3% |
| 2. KCl + CaCl ₂ (1 : 10) ¹⁾ | 33% |
| 3. KCl + SrCl ₂ (1 : 10) | 47% |
| 4. KCl + MgCl ₂ (1 : 10) | 83% |
| 5. KCl + BaCl ₂ (1 : 10) | 63% |

Der Nachweis der Geltung der Übergangsreihen für die Salzwirkungen an Spermatozoen ist durch diese Versuche in doppelter Weise erbracht worden, erstens durch die Untersuchung der Beweglichkeit, zweitens durch den Ausfall des Befruchtungsversuches. In der Anwendung des letzteren schien mir nun

¹⁾ Die Zahlen geben das Mengenverhältnis der beiden Salze in äquivalenten Lösungen an.

eine Methodik gegeben zu sein, die entscheiden sollte, ob dieselben Reihen auch für die Eier des Frosches Geltung haben. Es werden deshalb die Eier laichreifer Weibchen in den verschiedenen Salzlösungen vorbehandelt und darauf mit normalem Sperma befruchtet. Die Versuche verliefen zunächst trotz mannigfacher Änderungen der Versuchsanordnung ergebnislos, da bei nur kurzdauernder Vorbehandlung keine spezifischen Ionenwirkungen in der Befruchtungsziffer hervortreten und nach einer länger dauernden Einwirkung diese 0% betrug. Ich überzeugte mich aber, daß die Quellung der Gallerte das Eindringen des Spermatozoons unmöglich machte und daher keine Ionenwirkung vorlag. Drängt man nun die Quellung der Gallerte zurück, indem man jedem der Alkalichloride noch Calciumchlorid hinzufügt, so gelingt es auch für die Eier durch die Befruchtungsziffer die Geltung der gleichen Kationenreihe nachzuweisen. Die Erklärung der Salzwirkung an den Generationszellen ist daher in einer Beeinflussung des Zustandes ihrer Zellkolloide zu suchen.



Die Abszisse gibt die Normalität von Natriumacetat, die Ordinate den Prozentsatz der entwickelten Keime an. Der ausgezogenen Linie liegen Versuche mit alleiniger Vorbehandlung der Spermatozoen, der gestrichelten Kurve solche mit Vorbehandlung der Eier zugrunde. Die ———-Kurve gibt einen Versuch wieder, in dem Spermatozoen und Eier gleichzeitig vorbehandelt wurden.

Aus den Versuchsreihen, die den Einfluß von Säuren und Alkalien unter Anwendung der Puffergemische von Sørensen zum Gegenstand hatten, sei erwähnt, daß die Grenzen der Wasserstoffionenkonzentration, innerhalb deren die Spermatozoen noch befruchtungs- und die Eier entwicklungsfähig bleiben, für die ersteren zwischen ph 3 und ph 13 und die letzteren zwischen ph 3 und ph 12 gelegen sind, wenn die Konzentration der Puffer $\frac{1}{40}$ normal ist.

Auch bei Einwirkung differenter Temperaturen erweisen sich die Spermatozoen resistenter als die Eier. Nimmt man wiederum die Befruchtungsziffer als Maßstab, so ergeben sich folgende Verhältnisse: In günstigen Versuchen werden nach Vorbehandlung des Spermas bei -13° während 15 Minuten noch

Eine weitere Versuchsreihe beschäftigte sich mit den Wirkungen des osmotischen Druckes auf die Generationszellen. Die Beobachtung der Beweglichkeit der Spermatozoen lehrte bereits, daß isotonische und hypertonische Lösungen die Spermatozoen des Frosches ziemlich schnell lähmen, während hypotonische Salzlösungen geeignet sind, diese in optimaler Beweglichkeit lange Zeit zu erhalten. Gerade die umgekehrte Wirkung hat die Änderung des osmotischen Druckes für die Eier. Dies Verhalten bedingt, daß nach Einwirkung anisotonischer Lösungen auf die Spermatozoen die Befruchtungsziffer (bei Verwendung normaler Eier) mit zunehmender Hypotonie steigt, bei Vorbehandlung der Eier und Besamung mit normalem Sperma hingegen mit zunehmender Hypotonie sinkt. Daraus folgt, daß, wenn Sperma und Eier mit anisotonischen Lösungen vorbehandelt werden, die maximale Befruchtungsziffer bei einer mittleren Konzentration liegen muß. Das ist, wie die Abbildung zeigt, in der Tat der Fall¹⁾.

¹⁾ Eine Diskussion dieser Befunde findet man in meiner Abhandlung: Befruchtungsstudien. II. Mitteilung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 1922. 196. spez. S. 383 ff.

93% normale Eier befruchtet, bei 45° (Dauer der Vorbehandlung 1 Minute) 43%. Dagegen liegt für die Eier die obere Temperaturgrenze bei etwa 35°, die untere bei -3°. Ein Teil der Eier geht auf früheren Entwicklungsstadien zugrunde, die übrigen aber unterscheiden sich in keiner Weise von den Kontrollen.

Schon seit den Untersuchungen von *Herbst* und *Hertwig* wissen wir, wie leicht die Entwicklung der befruchteten Eizelle durch Änderungen des Chemismus der Umgebung in pathologische Bahnen gelenkt werden kann. Gegenüber diesen Befunden muß um so schärfer hervorgehoben werden, daß wir unter den verschiedensten Bedingungen durch chemische und physikalische Agenzien, die vor der Befruchtung auf Sperma oder Eizelle einwirkten, keine Abweichung von der normalen Entwicklung beobachten konnten¹⁾. Dies Verhalten erscheint um so bemerkenswerter, als ich Befruchtungsversuche besonders häufig nach Anwendung stärkster Reize anstellte. War z. B. durch die Beobachtung der Beweglichkeit der Spermatozoen ihre Resistenz gegenüber Änderungen der Temperatur ermittelt, so wurden gerade die extremen Temperaturen zur Vorbehandlung der Generationszellen gewählt. Aber stets zeigte sich, daß entweder keine Entwicklung zustande kam oder diese völlig normal verlief.

So ungleich die Resistenz der Spermatozoen und Eier gegenüber chemischen und physikalischen Eingriffen ist, so ist doch den Generationszellen die außerordentlich große Widerstandsfähigkeit ihres Idioplasmas gemeinsam. Wir müssen annehmen, daß eine Störung im Ablauf der chemischen bzw. physikalisch-chemischen Vorgänge im Idioplasma meistens mit dem Untergange der Zellen verbunden ist. Daß es unter Umständen gelingt, das Idioplasma zu beeinflussen und hierdurch die Entwicklung in pathologische Bahnen zu lenken, ist nach *Hertwigs* Versuchen nicht zu bestreiten. Nur glaube ich, daß die pathologische Bedeutung dieser Versuche nicht überschätzt werden sollte. Denn gerade die Tatsache, daß die Generationszellen auch in gewissem Sinne auf ein »Alles- oder Nichtsgesetz« — entweder Auslösung einer normalen Entwicklung oder Fehlen jeder Entwicklung — eingestellt sind, muß als grundlegend für das Verständnis des Befruchtungsvorganges und der Vererbung angesehen werden.

Literatur.

1. *Ernst Gellhorn*: Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Spermatozoen I. Mitteilung. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 185, S. 262. 1920. II. Mitteilung. *Ibid.* Bd. 193, S. 555. 1922. III. Mitteilung. *Ibid.* Bd. 193, S. 576. 1922. — 2. Derselbe: Befruchtungsstudien. I. Mitteilung. *Ibid.* Bd. 196, S. 358. 1922. II. Mitteilung. *Ibid.* Bd. 196, S. 374. 1922. III. Mitteilung. *Ibid.* 1923 im Druck.

¹⁾ Zu der gleichen Vorstellung ist auch *Herbst* in seinen Untersuchungen an Seeigelspermatozoen gelangt. *Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen* Bd. 21. 1906.

Kritisches Referat über die neueren Untersuchungen über den physikalischen Zustand der Zelle während der Mitose.

Von

Josef Spek, Heidelberg.

(Eingegangen am 27. Juni 1923.)

Es ist in dieser Frage von besonderem Reize von Vorstellungen über den Mechanismus der Zellteilung auszugehen, aus denen sich schon bestimmte Zustandsänderungen des mitotischen Zelleibes deduktiv postulieren lassen. Dies ist zum Beispiel bei der Vorstellung möglich, daß *Oberflächenspannungsdifferenzen die Ursache der Zelldurchschnürung* sind. Ich konnte 1918 darlegen, daß im Gegensatz zu irrigen Vorstellungen und Versuchen von *Robertson* (1913) und zum Teil auch *R. S. Lillie* am physikalischen Modell Oberflächenspannungsdifferenzen nur dann zur Durchschnürung eines schwebenden Tropfens führen, wenn die Oberflächenspannung der Äquatorzone relativ hoch, die der Polgebiete relativ gering ist. Eine Analyse der Begleiterscheinungen der Zelldurchschnürung, wie besonders der gesetzmäßigen Strömungserscheinungen ergab in bester Übereinstimmung hiermit, daß an Nematodeneiern die jeweilige Einschnürungszone ein Gebiet einer absoluten Oberflächenspannungserhöhung darstellt. Ich versuchte schon damals diese Spannungserhöhung mit einer Zustandsänderung der Plasmakolloide der Äquatorzone zu erklären und wies darauf hin, daß eine gesteigerte Verflüssigung der Kolloide die Oberflächenspannung in diesem Sinne beeinflussen müßte. Die Polgebiete müßten dann dichteres Plasma haben, denn je dichter ein Kolloid, desto geringer seine Oberflächenspannung. Für eine absolute Verminderung der Oberflächenspannung und damit auch für eine absolute Verdichtung des polaren Plasmas konnte ich damals an meinem Objekte keine direkten Belege erbringen.

Seit jener Zeit haben sich unsere Kenntnisse über derartige Zustandsänderungen der Biokolloide bedeutend vertieft, und andererseits konnte mit anderen Methoden und unabhängig hiervon immer ein besonderes, vom gewöhnlichen abweichendes Verhalten der Zelle während der Mitose festgestellt werden. Von diesen letzterwähnten Untersuchungen erbrachten in recht gut harmonisierender Weise die einen direkte Beweise, die anderen machten es wenigstens wahrscheinlich, daß die mitotische Zelle eine besonders hohe Permeabilität aufweist, die sich also bei sich furchenden Eiern in rhythmischem Wechsel bei jeder neuen Furchungsteilung immer wieder einstellt, um nachher gleich wieder zu verschwinden. Eine ähnliche Permeabilitätserhöhung ist gleich nach der Befruchtung nachweisbar. Die älteren Arbeiten legten dar, daß in den erwähnten Entwicklungsphasen eine erhöhte Empfindlichkeit der Furchungszellen gegen giftige Substanzen bemerkbar wird. Dies gilt für die Zeit gleich nach der Befruchtung und dann wieder vor jeder Zellteilung bis zu ihrer Vollendung, z. B. nach *Lyon* (1902) für *KCN*, dann nach demselben Autor (1904) für *CO₂* und nach *Spaulding* (1904) in ähnlicher, wenn auch nicht in so auffälliger Weise für Säuren und reine Salzlösungen (reines isotonisches *KCl* und *NaCl*). Hinweisen möchte ich noch auf eine Reihe diesbezüglicher Daten von *E. G. Conklin* (1912). Wie auch in anderen Permeabilitätsarbeiten konnte weiterhin auch auf unserem Gebiete eine mit der Permeabilitätserhöhung parallel laufende Erhöhung der elektrischen Leitfähigkeit des Mediums, in dem sich die Zellen befinden von *McClendon* (1910) u. a. nachgewiesen werden. — Von den direkten

Beweisen beziehen sich die älteren von *Lyon* und *Shackell* (1910) und *E. N. Harvey* (1910 und 1911) teils auf das Eindringen von Farbstoffen, teils auf das Eindringen von Alkalien, welches man durch eine vitale Vorfärbung der Eier mit Indikatoren (etwa Neutralrot) erkennbar macht. Dieser Versuch mit den mit Neutralrot gefärbten Eiern gestaltet sich nach neueren systematischen Versuchsserien von *M. Herlant* (1918) geradezu verblüffend, der durch die eindringenden Hydroxylionen bewirkte Farbumschlag vom Rot in Gelb ist nämlich sogar schon makroskopisch an Klumpen von Eiern im Uhrsälchen auf weißem Grunde sichtbar. Untersucht man nun alle fünf Minuten eine Portion der sich entwickelnden Eier auf ihren Farbenton, so ergibt sich einige Zeit vor jeder Teilung der Umschlag in Gelb. Nach Abschluß der Teilung findet man dann aber sogleich wieder Rotfärbung. — Ebenso ausgeprägt ist auch die rhythmische Permeabilitätsänderung für Salze, die sich am klarsten wieder aus Versuchsreihen von *M. Herlant* (1918) ergibt. Ist die Eizelle für Salze schwer durchlässig, so rufen hypertonische Salzlösungen Plasmolyse hervor. Dringen die Salze leicht ein, so bleibt die Plasmolyse aus. Wenn nun auch die verwendeten Seeigeleier nur unvollständige Osmometer sind, so ergab sich aus *Herlants* Versuchsserien doch ein sehr klares, mit allem bisher Gesagten prächtig harmonisierendes Bild: Wir finden bis zu 30 Minuten nach der Befruchtung erst ein Ausbleiben der Plasmolyse, dann immer intensiver werdende Plasmolysierbarkeit, dann sinkt diese wieder ab, um im Stadium des Diasters bis zur völligen Trennung der Blastomeren völlig zu verschwinden. Gleich darauf stellt sie sich wieder ein, und so geht es in rhythmischem Wechsel weiter. Der Eindruck der Gesetzmäßigkeit, den diese Vorgänge darbieten, wird dadurch noch erhöht und unserem Verständnis näher gerückt, daß nach *Herlant* jeder Zusatz von Salzen und anderen Stoffen zum Seewasser, welche die Permeabilität auch sonst bis zu einem gewissen Grade vermindern, die Plasmolysierbarkeit rascher eintreten lassen, während jede experimentelle Permeabilitätssteigerung eine Hinausschiebung oder gänzliche Verhinderung der Plasmolysierbarkeit bewirkt. *Herlants* reiches Tatsachenmaterial liefert vorzügliche Beweise für die Richtigkeit der deduktiven Analyse der Ionenwirkungen auf das Seeigelei, die ich 1918 versucht habe.

Phasen mit auffällig hoher Permeabilität der Zelle wurden auch von anderer Seite immer wieder als Anzeichen besonderer physiologischer Zustandsänderungen, einer besonderen Aktivität der Zelle erkannt. Während der ersten Entwicklung findet also eine solche gleich nach der Befruchtung und dann vor den Zellteilungen statt bis zur Trennung der Blastomeren. Zwischen diesen Phasen verhält sich die Zelle ziemlich normal. Es seien nun noch Beobachtungen angeführt, die zwar auch rhythmische Änderungen der Furchungszellen zeigen, aber vielleicht noch nicht so ganz sicher ausschließlich vom Permeabilitätswechsel erklärt werden können. Ich meine Versuche von *R. S. Lillie* (1916)¹⁾ über die Wirkungen hypotonischer Lösungen. Am klarsten ist ihre negative Seite: Hypotonische Salzlösungen rufen in den erwähnten Perioden verminderter Permeabilität (obwohl im hypotonischen Medium natürlich gerade auch in solchen Phasen eine Volumzunahme erfolgt) den geringsten Schaden hervor, führen am wenigsten zu einer Cytolyse. Vor und während der Zellteilungen dagegen ist die Cytolysierbarkeit der Zellen sehr groß. Vom Standpunkt der osmotischen Analyse allein muß man es ohne weiteres für möglich halten, daß auch in Phasen verminderter Permeabilität, in denen die Zellen einigermaßen semipermeable Membranen haben und damit überhaupt erst Osmometer werden,

¹⁾ Neuerschienen sind hierüber die Arbeiten von *E. E. Just*: *Americ. Journ. of physiol.* 61 (1922).

durch Osmose schließlich so viel Wasser aus den hypotonischen Lösungen aufgenommen werden kann, bis Cytolyse erfolgt, und andererseits ist in den Perioden, in denen durch die starke Permeabilitätssteigerung die osmotischen Eigenschaften der Zellmembranen mehr oder weniger verschwinden, Hypotonie an sich eigentlich noch kein Grund zu enormer Wasseraufnahme. Es kommt, wie wir sehen werden, wahrscheinlich noch hinzu, daß während der Zellteilung das Plasma schon von vornherein wasserreicher oder verflüssigter oder schließlich quellbarer ist als sonst, und daß andererseits in den Zwischenperioden die Verfestigung so weit geht, daß auch das Wasser keinen unbeschränkten Eintritt in die Zelle hat. — Bei den Seeigeln sind übrigens auch die unbefruchteten Eier gegen Hypotonie des Außenmediums ziemlich empfindlich.

Von hohem Interesse ist nun weiter noch ein Befund von *Tschachotin* (1921), der sehr wahrscheinlich macht, daß die Permeabilität der Zelle vor der Zellteilung in verschiedenen Zellbezirken verschieden ist und zwar, daß die *zukünftige Einschnürungszone eine erhöhte, die Pole dagegen eine geringere Permeabilität besitzen*. Der Versuch wurde so ausgeführt, daß die Zelle lokal mit ultraviolettem Licht bestrahlt wurde. Eine solche lokale Bestrahlung ruft nun immer lokal alle Anzeichen einer starken Permeabilitätssteigerung hervor, und diese tritt dann in der Äquatorzone sehr rasch, anderswo langsamer ein. Auch nach dieser Methode ergab sich für die Periode zwischen Befruchtung und Zellteilung (etwa eine halbe Stunde nach der Befruchtung) eine verminderte Permeabilität.

Es scheint nun gar nicht schwer, zwischen den beschriebenen auffälligen Erscheinungen der lokalen Permeabilitätssteigerung an der mitotischen Zelle und den oben theoretisch postulierten Differenzen der Oberflächenspannung und des Quellungszustandes des Zelleibes den kausalen Zusammenhang zu finden. Nicht nur das Studium der physiologischen Bedeutung, sondern auch des Wesens der Permeabilitätsänderungen haben in den letzten Jahren gute Fortschritte gemacht. Bei der letzterwähnten Analyse der Permeabilitätsänderungen scheinen mir einstweilen die gesichertesten und eindeutigsten Resultate die diesbezüglichen salzphysiologischen Untersuchungen zu liefern. (Ich verweise z. B. auf meine Arbeiten von 1921 und 1923.) Es ergibt sich daraus nämlich mit Eindeutigkeit, daß die Permeabilität variiert je nach dem Zustand, in dem sich die Membran und die Zellkolloide befinden. Dieser aber kann beträchtlich beeinflußt werden durch Veränderung der Ionenkombination des Außenmediums. Die Ionen ihrerseits wirken 1. auf den Wassergehalt und 2. auf den Dispersitätsgrad der Membrankolloide ein. *Je stärker die quellende und je schwächer die fällende Wirkung einer Elektrolytlösung ist, der die Zellen ausgesetzt sind, um so höher wird die Durchlässigkeit der Zellen.*

Ent quellende und stärker fällende Wirkung (natürlich nur innerhalb einer gewissen Grenze) rufen eine Permeabilitätsverminderung hervor; dabei ist noch für unsere weitere Betrachtung von Bedeutung, daß *quellende und fällende Wirkung* von Ionen (in physiologischer Bedeutung) *nicht einander ausschließende Dinge sind*, sondern beide auf einmal in der Zelle gegeben sein können. Ebenso kommt bei manchen Ionenwirkungen auch die Kombination: *ent quellend, aber nur schwach fällend* vor. Wenn wir nun aber durch physiologische Quellungswirkung experimentell nach Belieben eine Permeabilitätssteigerung hervorrufen können, so ist es sehr wahrscheinlich, daß auch die im Zellbetrieb durch innere Faktoren verursachten Permeabilitätssteigerungen durch entsprechende Zustandsänderungen der Plasmakolloide, also etwa durch eine Aufquellung oder Verflüssigung, die Permeabilitätsvermindernngen durch eine Verfestigung herbeigeführt werden. Wir kommen demnach bei dem heutigen Stande unserer Kenntnisse hiermit zum zweiten Male auf deduktivem Wege zur gleichen Postulierung wie eingangs, daß nämlich *während der Mitose eine lokal beschränkte*

Verflüssigung der Zellkolloide des Äquators und eine (zum mindesten relative) Verdichtung der Polgebiete eintreten müssen.

Diese Veränderungen der Zellkolloide konnten nun in der Tat durch (meistens rein empirische) Untersuchungen der letzten Jahre nachgewiesen werden. Es kamen dabei zwei Methoden in Anwendung: die der »*Microdissection*« und die der *Centrifugierung*. Bei der ersten Methode ist es gerade eine der wichtigsten Anwendungsmöglichkeiten, daß man mit der *Microdissection*nadel Bezirke differenter Beschaffenheit im lebenden Plasma feststellen und eventuell dichtere Partien isolieren kann. Bei kritischer Anwendung läßt sich da noch viel wichtiges von der *Mikrodissektion* erhoffen. Für das in Teilung begriffene Seeigelei machen *Seifriz* (1920) und *R. Chambers* (1921, 1 und 2) nunmehr übereinstimmende Angaben, die dahin lauten, daß im Plasma die ganze Umgebung der *Centrosomen* *gelatinisiert*, und daß in diesem Verdichtungshof nur die eigentlichen Strahlen der *Astrosphäre* und eine Blase um das *Centrosom* herum flüssige Konsistenz aufweisen. Weiterhin soll die *zentrale Region* der Zelle »*and the zone between the two halves of the egg*« (*Chambers*, 1921, S. 338) vom Beginn der *Amphaster*-bildung bis zur *Telophase* flüssig sein und Strömungen aufweisen. (Strömungen in den medianen Partien des Seeigeleies sind schon früher von *J. Schazal* (1913) beschrieben worden.) Wenn diese Angaben, was unsere Hauptfrage nach dem Verhalten der oberflächlichen Äquatorzone betrifft, auch noch nicht ganz unzweideutig zu sein scheinen, bietet uns da die *Microdissection* doch auch schon jetzt Resultate, welche das oben Postulierte aufs allerbeste stützen.

Erstaunlicherweise sind die Zustandsänderungen des Plasmas während der Mitose, die Schwankungen zwischen flüssigerer und dichterter Konsistenz so beträchtlich, daß sie sich sogar mit der ja relativ groben Methode der *Centrifugierung*, mit der Verschiebbarkeit oder Nichtverschiebbarkeit von Einlagerungen im mehr oder weniger flüssigen Substrat des Plasmas nachweisen lassen. — Bei dieser Methode muß man von vornherein folgendes beherzigen: Erstens kann Nichtcentrifugierbarkeit (zumal bei der nicht langen Einwirkungsdauer) in kolloidchemischem Sinne nicht etwa ohne weiteres, wie das meist geschehen ist, bloß als Beweis für eine richtige Gelbildung angesehen werden; auch *Sole*, ja sogar reine Flüssigkeiten können sehr beträchtliche Viscositäten aufweisen (ich verweise da besonders auch auf die kritische Erörterung dieser Fragen in *Seifriz* (1920)). Für *Sole* ist es auch sehr wahrscheinlich, daß auch schon ganz feine Dispersitätsverminderungen (s. später) auf die Verschiebbarkeit der groben Partikel einen beträchtlichen Einfluß haben können. Schließlich soll nicht unerwähnt bleiben, daß eine starke Viscositätssteigerung andererseits auch gerade durch eine Hydratation von Kolloiden verursacht werden kann. Jede sorgfältige und kritische Analyse der *Centrifugierung*sergebnisse muß mit all diesen Möglichkeiten rechnen. — Zweitens muß man sich stets vor Augen halten, daß in all den Fällen, wo in der Zelle mehrere Gebiete differenter Beschaffenheit vorhanden sind (wie gerade auch während der Mitose) die *Centrifugierung*smethode versagen muß, oder aber nur ein ganz ungefähres Bild von dem, was wirklich in der Zelle vorgeht, geben kann, das gewissermaßen nur ein grobes Bruttoergebnis der differenten Prozesse ist. — Schließlich sei noch betont, daß in dem Falle, wenn das Plasma schon normalerweise ziemlich leichtflüssig ist, eine weitere Verquellung der *Plasmasole* bei der *Centrifugierung* kein neues Bild ergibt.

Gerade vom letzten Gesichtspunkte aus erscheint es nun angebracht, bei der Wiedergabe der bisher gewonnenen Versuchsergebnisse mit den Arbeiten am Froschei zu beginnen. Zuerst schloß *Roux* (1895), daß das Protoplasma der unbefruchteten Froscheier »*rigider*« ist, als das der befruchteten Eier, da erstere trotz ihrer meist schiefen Zwangslagen im Eierstock wochenlang der

umordnenden Wirkung der Schwerkraft auf die von Roux (1884) als spezifisch ungleich schwer »erwiesenen« beiden Dotterarten in hohem Maße widerstehen, während nach der Befruchtung die Schwerkraft binnen zwei Stunden eine diesen spezifischen Gewichten entsprechende Neuordnung des Dotters bewirkt, sofern ein Ei in »abnorm schiefer« Zwangslage gehalten wird. Nach G. Ödquist (1922) hat das unbefruchtete Froschei ein ziemlich viscoses Plasma, so daß die Centrifugierung nur eine ganz unbedeutende Verlagerung der Pigment- und Dotterkörnchen bewirkt. Dies ändert sich jedoch am befruchteten Ei; an diesem treten *rhythmische Perioden größerer Flüssigkeit und leichter Centrifugierbarkeit* auf. Sie laufen interessanterweise *vollständig parallel* mit den an anderen Eiern gefundenen Phasen *erhöhter Permeabilität*. Frau Konopacka (1908) konnte gleich nach der Befruchtung eine leichte Centrifugierbarkeit nachweisen; diese scheint jedoch nicht immer so stark ausgeprägt zu sein, wie die der späteren Perioden. Ödquist fand sie in seinen Versuchen nicht vor, doch scheint er mir gerade diesem Punkt keine besondere Aufmerksamkeit gewidmet zu haben. Auch die Befunde Brachets (1906) über die vollkommene Regulationsfähigkeit des Froscheies gerade in dieser Periode im Gegensatz zur nächstfolgenden sprechen sehr für die gleiche Differenz in der Beschaffenheit des Plasmas dieser ersten und zweiten Periode. Später wird dann nach übereinstimmenden Angaben aller Autoren das Plasma wieder starr; die Centrifugierung gibt ein negatives Resultat. Vor der ersten Teilung tritt schließlich bei der Centrifugierung wieder eine auffällige Pigmentverschiebung auf, die unmittelbar nach der Teilung noch eben so groß ist. Dann flaut die Verflüssigung wieder ab und schon 20 Minuten später ist sie wesentlich schwächer. Vor und während der zweiten und dritten Furchung konnte ebenfalls die starke Centrifugierbarkeit vorgefunden werden, in den Zwischenperioden stets der viscosen Zustand, aber keine größere Viscosität als bei den unbefruchteten Eiern.

Außer der erwähnten Parallelität mit den zu erwartenden Perioden der Permeabilitätssteigerung ist noch folgendes an den Versuchen von Bedeutung: 1. gibt uns die Centrifugierung des Froscheies keinen Aufschluß über etwaige polare Verdichtungen während der Mitose. Diese kann natürlich trotzdem gegeben sein. Mit ihr hat aber die nach der Teilung auftretende Verdichtung jedenfalls gar nichts zu tun. Diese ist entweder ganz einfach als Rückkehr zum gewöhnlichen, normalen Ruhezustand, den wir ja zwischen den kontinuierlich aufeinander folgenden Mitosen für das Plasma wohl noch am ehesten gerade in diesem Stadium erwarten können, oder aber als Folgeerscheinung der mitotischen Veränderungen der Zelle aufzufassen. Sehr naheliegend ist z. B. der Gedanke, daß eine mitotische Permeabilitätssteigerung jeweils ein stärkeres Eindringen von Salzen von außen zur Folge hat und daß diese eine Viscositätssteigerung der Zellkolloide verursachen (siehe diesbezüglich auch später). In der Tat wissen wir ja aus der wichtigen Arbeit von Backmann und Runnström (1908), daß der nach der Befruchtung stark verminderte osmotische Druck (wohl gleich Salzgehalt) des Froscheies während der Entwicklung allmählich wieder steigt. — Nach den Centrifugierungsversuchen allein drängt sich einem als wichtigste, ja eigentlich als einzige Zustandsänderung des Froscheies während der Teilungen die Verflüssigung des größten Teiles des Plasmas auf.

Vergleichen wir nun die besonders von Heilbrunn in mehreren Arbeiten (1915, 1920 und 1921) über die Viscositätsänderungen der Eier von *Arbacia punctulata*, *Cumingia* und *Nereis* gemachten positiven Beobachtungen, so können wir erfreulicherweise eine Übereinstimmung mit dem bisher Gesagten in allen wesentlichen Punkten konstatieren. Wir finden z. B. beim Seeigeli nach der Befruchtung flüssige Konsistenz und Centrifugierbarkeit, dann eine allmähliche Verfestigung, die Kuppe hyalinen Plasmas, die durch die Abcentrifugierung

der schweren Granula entsteht und in der erwähnten ersten Phase das halbe Ei einnahm, wird immer kleiner, um schließlich ganz auszubleiben. Wenn die cytologischen Vorbereitungen zur ersten Furchungsteilung weiter vorgeschritten sind, tritt dann sehr bald eine neue Verflüssigung und starke Ausbildung der hyalinen Zone ein. Nach völliger Ausbildung des Diasters, also schon während der Einschnürung, macht sich nun freilich bei allen untersuchten marinen Eiern insoweit ein Unterschied gegenüber dem Froschei bemerkbar, als die verdichteten Gebiete offenbar einen größeren Teil des Eies einnehmen als dort, so daß das Bruttoverhalten des Eies während der Einschnürung ein Ausbleiben der hyalinen Zonenbildung ist. Wir wollen uns aber daran erinnern, daß *Chambers* und *Seifriz* nachweisen konnten, daß während der Durchschnürung nicht die ganzen Eizellen verfestigt sind, sondern daß zwischen den beiden Verdichtungshöfen das zentrale Plasma eine ganz andere, flüssigere Konsistenz aufweist, die also das Centrifugierungsergebnis nur nicht in genügend starker Weise beeinflussen kann. — Nach der Durchschnürung der Zelle bleibt die Centrifugierbarkeit noch eine Weile aus, dann aber macht sich allmählich, wenn es der zweiten Furchungsteilung zugeht, wieder die typische mitotische Verflüssigung geltend, und so geht es in gleichem Rhythmus weiter.

Wenn man nun ganz ohne Rücksicht auf andere Methoden ausschließlich auf den Centrifugierungsergebnissen am Seeigelei zu allgemeineren Schlüssen über das Wesen der Mitose kommen wollte, so müßte man z. B., wie *Heilbrunn* das in der Tat tut, die ganze Periode der Nichtcentrifugierbarkeit einfach als eine einheitliche Zustandsänderung, die vor der Durchschnürung beginnt und erst bei der Verflüssigung vor der nächsten Zellteilung aufhört, auffassen. Mir scheint es aber, als ob man da außerordentlich Gefahr läuft, völlig heterogene Dinge in einen Topf zu werfen. Die Microdissectionforscher geben ganz bestimmt an, daß nach der Durchschnürung sowohl die gelatinisierten Hofbildungen als auch die leichtflüssige Mittelzone als solche ihr Ende finden, und daß dann etwas ganz Neues einsetzt. In dieser neuen Periode könnte die Verschiebbarkeit der groben Einlagerungen, etwa durch eine physiologische Ausfällung, durch eine feine Dispersitätsverminderung eine beträchtliche Verminderung erfahren. Vereinzelt neue Befunde deuten immer mehr darauf hin, daß selbst so feine Trübungen wie schwache Säuren (z. B. Kohlensäure und Milchsäure) sie in den Zellen erzeugen können, die auch den von mir 1920 beschriebenen feinen Plasmafällungen durch Kalisalze entsprechen dürften, die Centrifugierbarkeit beeinflussen können. — Dann müssen wir uns weiterhin klar machen, daß die oben erläuterten Permeabilitätsoszillationen, die physiologisch wichtigsten physikalischen Änderungen, mit den *Heilbrunn*schen Koagulationsphasen absolut nicht parallel laufen. Die flüssige Periode hört nach *Heilbrunn* schon während der Teilung auf, während die hohe Permeabilität noch anhält bis die Durchschnürung vollendet ist, oder mit anderen Worten die auffällige Permeabilitätssenkung zum normalen Betrag fällt in eine Phase, in der die Centrifugierungsmethode gar keine wesentlichen Veränderungen am Plasma erkennt, während die Mikrodissektion diese genau im richtigen Stadium findet. Nach allem ist sehr zu vermuten und muß noch durch die bisher fehlenden kritischen Kontrollversuche untersucht werden, ob nicht der Zustand, den wir beim Froschei offenbar als Folgeerscheinung der starken mitotischen Permeabilitätssteigerung nach der Zellteilung eintreten sahen, auch hier erst nach der Durchschnürung beginnt, und beim Seeigelei ist es noch viel wahrscheinlicher, daß die hier ja nachgewiesene Steigerung der Durchlässigkeit für Salze auch tatsächlich reichlicher Salze aus dem hier viel salzreicheren Medium in das Innere der Zelle eintreten läßt, bis diese schließlich eine feine Fällung, eine Dispersitätsverminderung und damit wieder eine Viscositätssteigerung hervorrufen, die eben etwas ganz anderes sein könnte als

die Gelbildung um die Centrosomen. Diese Schlußfolgerung wird zur Gewißheit, wenn wir uns noch das Resultat der Versuche *Heilbrunns* (1915) über den Einfluß von Salzlösungen auf die Centrifugierbarkeit vorhalten. Am eindeutigsten sind von diesen die an den unbefruchteten Eiern. Alle hypertonischen Salzlösungen heben die Centrifugierbarkeit des flüssigen Plasmas der unbefruchteten Seeigelleier auf.

Für die Eier von *Cumingia* und *Nereis* hat *Heilbrunn* ganz analoge Viscositätssenkungen vor jeder Teilung, und zwar auch jeder Polkörperausscheidung und dann, wieder mit der Einschnürung beginnend, eine Abnahme der Centrifugierbarkeit konstatieren können, so daß das eben gesagte auf diese Objekte direkt übertragbar ist. Bei manchen kleinen *Nematoden* konnte ich eigentlich in allen Perioden zwischen Safttraumbildung und 1. Teilung Strömungserscheinungen, also flüssige Konsistenz des Plasmas der Eier nachweisen. Zwar kommen an der Eioberfläche nach der Kopulation der Vorkerne periodenweise die Bewegungen zum Stillstand, doch braucht das nicht unbedingt von einem Zäherwerden der Oberfläche herzuführen und gerade während der Einschnürung finden an der ganzen Oberfläche wieder Strömungen statt, die selbst von den Polgebieten die Einlagerungen wegführen. Auch nach der Zellteilung finden wir wieder amöboide Bewegungen vor. — Auch beim *Ascarisei* scheint in all diesen Perioden die Centrifugierbarkeit erhalten zu bleiben.

Zustandsänderungen des Plasmas werden ja nun trotzdem auch in diesen Eiern in analoger Weise stattfinden. (Ich vermutete z. B. schon früher auf Grund ganz anderer Beobachtungen ein äquatoriales Eindringen von Salzen in die Eier der kleinen *Nematoden* nach der Mitose, 1920.) Nur müssen wir eben zu ihrem Nachweis feinere Methoden als die Centrifugierung benutzen. Jedenfalls können wir aber bei diesen Eiern schlechterdings nicht von einer »Koagulation oder Gelatinierung des Plasmas« im Sinne *Heilbrunns* als einem wesentlichen Faktor der Zellteilung sprechen.

Halten wir uns nun alle die betrachteten Phänomene der Befruchtung und Mitose vor Augen, so müssen wir sagen, daß es heute einfach nicht mehr möglich ist, die Erklärung für das ganze Wesen der Befruchtung und Zellteilung ohne jeden Kommentar etwa in einer These wie der *Heilbrunns* zu suchen, die besagt: Das Wesen der Befruchtung und Zellteilung ist die Koagulation des Plasmas. Wir müssen vielmehr alle die Einzelprozesse herausgreifen und müssen dann, — der zweite Schritt in der Analyse, — experimentell versuchen, diesen oder jenen zu beeinflussen, zu hemmen oder zu fördern, um damit noch weiteren Einblick in ihr Wesen zu erhalten. Ein positiver Ausfall eines Koagulationsversuches z. B. würde somit die andere Möglichkeit, daß etwa auch Quellungserscheinungen bei der Teilung von Bedeutung wären, in keiner Weise ausschließen.

Eines ist dabei allerdings bei den bisherigen Versuchen schon mit Eindeutigkeit herausgekommen und zwar das, daß eine dauernde Einwirkung von Stoffen, welche durch entquellende Wirkung oder auf osmotischem Wege durch Hypertonie der Zelle kräftig Wasser entziehen, oder auch nur durch physiologisch starke fallende Wirkung (wie etwa ein Extrazusatz von CaCl_2) die Zellmembran so abdichten, daß nicht nur der Eintritt von Salzen, sondern auch der des Wassers verhindert wird (*Herlant*, 1918) im Gang befindliche Zellteilungen sistiert. Im *Herlantschen* Versuch z. B. geht der Zellteilungsprozeß im CaCl_2 bis zur Ausbildung des Diasters weiter, dann aber geschieht, trotzdem das Plasma völlig normal und hell bleibt und die Zelle nicht einmal schrumpft, nichts weiter. Und läßt man auf rasch sich teilende Protozoenzellen solche abdichtende und entquellende Salze in mittleren physiologischen Extrazusätzen dauernd einwirken (*Spek* 1920), so ergibt sich ausnahmslos eine beträchtliche Verzögerung des Teilungsrhythmus. Dagegen wirkt eine dauernde physiologische Steigerung

der Wasserzufuhr, d. h. also nicht durch so starke Quellungsförderer, wie Saponin, Fettsäuren usw., sondern etwa kleine Zusätze von LiCl oder KSCN *mächtig fördernd auf die Zellteilung* ein, hindert also Gelationen, wenn solche für die Mitose nötig sein sollten, jedenfalls nicht.

Eine andere Frage ist nun aber die, ob man nicht *durch vorübergehende Fällung* oder Gelatinierung des Plasmas wenigstens an manchen Objekten Zellteilungen anregen oder fördern kann, in dem etwa die Asterenbildung dadurch erleichtert wird.

Für die experimentelle Untersuchung des Problems sind folgende Punkte von Interesse: gerade die physiologisch stärker fällend wirkenden Stoffe dringen meist gar nicht in die Zelle ein, sondern verdichten bis zu einer Grenzkonzentration nur die Membran. So wird also unsere Aufmerksamkeit gerade auf die schwächer fällenden Substanzen gelenkt, die allein befähigt sind, auch im Zellinnern reversible Fällungen hervorzurufen (*Spek*, 1921). Sollte also die »Koagulationswirkung« eines Stoffes, die hier in Frage kommt und die dann wohl auch zu einem Nichtcentrifugierbarwerden des Plasmas führt, wie mir immer wahrscheinlicher wird, gerade von einer von mir sogenannten »leichten Fällung« (die sich meist in einer typischen Trübung äußert) herrühren, so müßte die »Koagulationstheorie der Entwicklung« ihre ganzen Vorstellungen und Ausdrücke sehr revidieren. Zu betonen ist da weiterhin noch, daß eine solche leichte Fällung mit einer ganz enormen Wasseraufnahme verbunden sein kann (*Spek*, 1923). Wenn man also bloß findet, daß irgendein Stoff eine Fällung der erwähnten Art hervorrufen kann, so ist damit noch keineswegs gesagt, daß damit, wie irrtümlich meist angenommen wird, eine Wasserentziehung aus der Zelle verbunden sein muß. So beweisen z. B. auch die *Heilbrunn*schen Versuche, durch Centrifugierung eine Koagulationswirkung von Parthogenetischen festzustellen, in all den Fällen noch nicht viel, wo den betreffenden Lösungen (wie der von Saponin, Toluol, Chloroform und auch dem dest. Wasser) gleichzeitig auch eine starke Quellungswirkung zukommt. — Reine isotonische Salzwirkungen, die jedenfalls alle miteinander im Zellinneren schwach fällend wirken, sind aufs deutlichste parthenogenetisch um so wirksamer, je stärker sie *quellend* wirken. Übrigens lassen nach *Heilbrunn* auch gewisse hypertonische Salzlösungen die Eimembranen aufquellen.

Außer diesen prinzipiellen Einwänden lassen sich gegen die meisten Versuchsserien *Heilbrunn*s auch im einzelnen sehr viele Einwände erheben, die vom Autor selbst gar nicht ins Auge gefaßt werden. Die Versuche *Heilbrunn*s sind in den meisten Fällen nach keiner Richtung durch Kontrollen gedeckt, so daß eigentlich alle Möglichkeiten offen bleiben. Bei seinen Beweisführungen setzt er sich viel zu wenig mit anderen Anschauungen kritisch auseinander. Einige Beispiele nur dafür: Während H. 1915 zeigt, daß Narcotica wie Chloroform und Toluol in der dort angewandten sehr hohen Konzentration auf das Plasma im Inneren fällend wirken, will er nun wieder ausschließlich von seiner Koagulationstheorie (1920) erklären, daß Narcotica die Entwicklung hemmen, wenn die Eier dauernd in geringeren Konzentrationen derselben verbleiben. Es bleibt da nur ein Weg offen, die Narcotica müssen jetzt verflüssigend wirken und *dadurch* die Gelatinierung der Spindel verhindern. Zum Beweis hierfür werden Eier in der flüssigen Phase (A) vor der Teilung zum Teil in Lösungen von Äther, Chloroform, Aceton, Paraldehyd, Propylalkohol, Isoamylalkohol, Äthylbutyrat, Äthylnitrat, Acetonitril, Nitromethan, Chloralhydrat und Urethane gesetzt, zum Teil in normalem Seewasser gelassen. Die Eier der letzten Portion treten nach einiger Zeit in die nächste nicht centrifugierbare Phase B ein. Die narcotisierten Eier dagegen bleiben nun ganz einfach in der Entwicklung auf dem Stadium A stehen, zeigen also auch trotz der Einwirkung der Narcotica

im Gegensatz zu den obenerwähnten Befunden nichts von einer Koagulation. Dies Versuchsergebnis wird nun als Beweis für eine *verflüssigende* Wirkung der betreffenden Substanzen angesehen und mit all den erwähnten Narcoticis wiederholt, ohne daß auch nur ein einziges Mal versucht wird, nun auch die feste Phase *B* durch solch entwicklungshemmende Stoffe zu verflüssigen. Sollte sich durch exaktere Versuche nachweisen lassen, daß Narcotica in schwächeren Konzentrationen nur quellungsfördernd und nicht auch fallend wirken, so sei nochmals betont, daß die quellende Wirkung neben der fallenden auch bei höheren Konzentrationen (bzw. da noch viel mehr) ausgebildet ist.

In ähnlicher Weise beweist *H.*, daß auch anderen entwicklungshemmenden Faktoren wie der Kälte und Cyankalium ein »antigelatinizing effect« zukommt, indem er mit ihnen die Entwicklung auf der flüssigen Phase sistiert. Andere Faktoren wie etwa geringeres Eindringen der Salze bei der durch Kälte verminderten Permeabilität, verringerte CO_2 -Produktion usw. werden gar nicht berücksichtigt. Den Kolloidchemikern wird eine direkte Hemmung der Gelatinierung durch Kälte wenig einleuchten. — Daß übrigens destilliertes Wasser und stark hypotonische Lösungen diametral entgegengesetzt wirken sollen, wie *H.* angibt, wird man wohl auch nicht ohne Bedenken hinnehmen.

Die ganze Interpretierung der Koagulationsprozesse als der einzigen Wesensveränderung der mitotischen Zelle kann man nicht leichter ad absurdum führen, als wenn man sich vorstellt, daß danach eine differenzierte, sicher weitgehend starre Gewebszelle, wie etwa eine Epithelzelle, wenn sie sich gelegentlich noch einmal zu einer Zellteilung anschickt, dies in der Weise machen soll, — *daß sie koaguliert!* Daß sie im koagulierten Zustande ihre typische Gestalt verlassen und sich abkugeln und aufblähen soll, und daß sie im Gelzustand schließlich infolge von Oberflächenspannungsdifferenzen eine Durchschnürung erleiden soll! Durch die Annahme des gegenteiligen Zustandes und dem Auftreten von nur lokalen, polaren Verdichtungshöfen dagegen ist all das sofort aufs beste zu erklären.

Mit den Oberflächenspannungserscheinungen ist *Heilbrunn* freilich auf dem Kriegsfuße; das ergibt seine Theorie der Bildung der Befruchtungsmembran, die zum Schluß hier noch kurz besprochen werden soll, da sie ja mit dem Problem der Entwicklungserregung enge zusammenhängt. Nach ihr sollen alle Substanzen, welche die Membran zur Loslösung bringen, dies dadurch bewirken, daß sie die Oberflächenspannung vermindern. Vor der Befruchtung drückt der osmotische Druck des Eiinnern von innen nach außen auf die Membran. Von außen nach innen dagegen wirken der osmotische Druck des Außenmediums und (nach *H.*) der Krümmungsdruck an der Grenzfläche Plasma/gelatinisierte Membran. Vermindert man nun die Oberflächenspannung und damit den erwähnten Krümmungsdruck, so soll nun der Druck nach außen auf die Membran überwiegen und die Membran abheben. Hiernach wäre also das eigentliche *Movens* bei dem ganzen Prozeß der stärkere osmotische Druck des Innern! Wir müßten also die idealste Membranabhebung in hypotonischem Seewasser erwarten, das ja außerdem noch eine geringere Oberflächenspannung hat, als normales Seewasser. Nichts derartiges ist bisher beschrieben worden. Warum soll sich nun der osmotische Überdruck des Zellinnern nicht auch einfach ebenso äußern, wie sonst, nämlich einfach durch eine Volumzunahme durch Wasseraufnahme? Als Beweis für die Hypothese, daß der Krümmungsdruck an der Oberfläche einer kugeligen Zelle einfach vikariierend für den osmotischen Druck auf die Oberfläche eingesetzt werden kann, wäre als erste und wichtigste Konsequenz dieser Erscheinung erst einmal zu zeigen, daß an allen Zellen, die osmotisch ausgeglichen sind, sofort eine starke Störung dieses Gleichgewichtes und zwar eine starke Endosmose stattfinden muß, wenn wir dem Wasser eine Spur

einer oberflächenaktiven Substanz zusetzen. Tausende von Versuchen dieser Art mit den oberflächenaktiven Narcotics sind seit *Overton* schon ausgeführt worden und ergaben, daß es für diese Substanzen gerade typisch ist, daß sie das osmotische Gleichgewicht *nicht* stören.

Die ganze Überlegung *Heilbrunn*s wird übrigens schon durch folgendes illusorisch: Die Oberflächenmembran ist fest oder richtiger gallertig. An einer Grenzfläche flüssig/fest kann man ja nun zwar theoretisch auch eine Grenzflächenspannung annehmen. Sicher aber ist, daß sie wegen des festen Aggregatzustandes überhaupt nicht zur Auswirkung kommen kann. Wie der Übergang vom Sol- zum Gelzustand gerade an Zellen die Wirksamkeit selbst der stärksten Oberflächenkräfte völlig ausschalten kann, hat ja *L. Rhumbler* an den Ausbreitungserscheinungen bekanntlich aufs schönste demonstriert.

Übrigens schiebt *Heilbrunn* alle die Detailerscheinungen der Membranbildung, die mich 1920 zur Entmischungstheorie führten, einfach zur Seite.

Nun noch einige unbewiesene bzw. falsche Lehrsätze von *Heilbrunn*! 1915, S. 163 und 164: Eine quellungsfördernde Wirkung von Chloroform, Alkohol, Toluollösung und Pikrinsäure wird bezweifelt. Dagegen findet *Heilbrunn* 1920 selbst eine starke Wasseraufnahme der Zellen in Chloroform und Toluol. Von kolloidchemischer Seite wurde die starke verflüssigende Wirkung von Narcotics von *J. Traube*¹⁾ nachgewiesen. Säuren wirken stark quellend. Die verflüssigende Wirkung solcher quellungsfördernder Stoffe erfolgt contra *Heilbrunn* (1915, S. 165 Satz 2) nach allen Angaben bei Gelen und Solen in gleichem Sinne. — Eine Verflüssigung (d. h. Aufquellung) der Membrankolloide soll nach 1915, S. 168 die Oberflächenspannung der Membran vermindern. Wir wissen seit *Quincke*, daß die Oberflächenspannung der Kolloide *um so höher* wird, je wasserreicher sie werden.

Wenn wir von den *Heilbrunn*schen Theorien absehen und abschließend allein die Gesamtheit der schon so zahlreichen Beobachtungstatsachen vergleichend betrachten, können wir erfreulicherweise sagen, daß sich die Probleme der Mitose immer klarer gestalten, und daß wir auch von den bisher angewandten Methoden noch eine weitere Klärung und eine weitgehende Ergänzung des noch Fehlenden erhoffen können.

Nachtrag bei der Korrektur.

In einer neuerschienenen Arbeit untersucht *A. Dalcq* im Arch. de biol. 33 (1923) die Zustandsänderungen des Seesterneies während der Reifung. Er kommt dabei zur Ansicht, daß bei Ausscheidung der Richtungskörper eine Permeabilitätsverminderung stattfindet. Seine Beweisführung erscheint mir in keiner Weise stichhaltig. So konnte er wenigstens mit seinen Methoden — eine Änderung der Permeabilität der reifenden Eier für Salze nicht nachweisen. In allen Perioden tritt Wasserentziehung durch hypertonische Salzlösungen ein, die sich interessanterweise — jedenfalls entsprechend einer verschiedenen Konsistenz der Eier vor und nach dem Platzen des Keimbläschens — ganz verschieden äußert. Eine Änderung der Permeabilität für Alkalien sucht der Verf. durch Versuche mit Alkalizusätzen zu beweisen, die so hoch sind (0,35 und mehr cem $\frac{1}{4}$ -n KOH zu 5 cem Seewasser!), daß sie die Oocyten I in kürzester Zeit ganz cytolysieren. Nach der 1. Richtungskörperausscheidung werden die Eier von dem Alkali schwerer cytolysiert. Ob dies nun aber auf einer Verminderung der Permeabilität beruht, ob *Dalcq* eine physiologische

¹⁾ *J. Traube*, Intern. Ztschr. f. phys. chem. Biol. 2, 42 (1915).

Permeabilität für OH-Ionen überhaupt irgendwo nachgewiesen hat, blieb mir äußerst fraglich. Die starke Permeabilitätssteigerung nach der Befruchtung konnte er z. B. mit seinen Methoden auch nicht demonstrieren.

Literaturverzeichnis.

- Backman, E. L. und Runnström, J. (1909): Der osmotische Druck bei der Entwicklung von *Rana tempor.* Biochem. Zeitschr. 22, 290. — Brachet, A. (1906): Recherches expér. sur l'oeuf non segmenté de *Rana fusca*. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen 22. — Conklin, E. G. (1912): Journ. acad. Nat. Sc. Philadelphia 15, 2 ser., 503. — Harvey, E. N. (1910): Science 32, 565 und (1911): Studies on the permeability of cells. Journ. of exp. zool. 10, 508. — Heilbrunn, L. V. (1915): Studies in artificial parthenogenesis. II. Biol. bull. of the marine biol. laborat. 29, 149. — Ders. (1920): An exp. study of cell-division. Journ. of exp. zool. 30. — Ders. (1921): Protoplasmic viscosity changes during mitosis. Ibid. 34. — Herlant, M. (1918): Variations cycliques de la perméabilité chez l'oeuf activé. Cpt. rend. Soc. Biol. 81, 151. (S. auch ibid. 81, 384 u. 443). — Konopacka, B. (1908): Die Gestaltungsvorgänge der in verschiedenen Entwicklungsstadien zentrifugierten Froschkeime. Bull. d. Krakauer Akad. — Lillie, R. S. (1916): The physiology of cell-division. Journ. of exp. zool. 21, 369. (Hier auch frühere Literatur.) — Lyon, E. P. (1902): Effects of KCN and of lack of oxygen upon the eggs etc. Americ. Journ. of physiol. 7, 56 und (1904): Rhythms of susceptibility and of CO₂-production in cleavage. Ibid. 11, 52. — McClendon, F. (1911): On the dynamics of cell division II. Ibid. 27, 263. — Odquist, G. (1922): Viscositätsänderungen des Zellplasmas während der ersten Entwicklungsstufen des Froscheies. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organism. 51, 610. — Robertson, T. B. (1913): The chemical mechanics of cell-division. Ibid. 35. — Roux, W.: Gesammelte Abhandlungen 1895, II, S. 375, 297. — Seifriz, W. (1920): Viscosity values of protoplasm as determined by microdissection. Bot. Gaz. 70, 360. — Spaulding, E. G. (1904): The rhythm of immunity and susceptibility of fertilized seaurchin eggs to ether, to HCl and salts. Biol. Bull. — Spek, J. (1918): Oberflächenspannungsdifferenzen als eine Ursache der Zellteilung. Arch. f. Entwicklungsmech. 44, 5. — Ders. (1918): Die Ursachen der Gastrulainvasion. Kolloidchem. Beih. 9, 259. — Ders. (1920): Exper. Beiträge zur Kolloidchemie der Zellteilung. Ibid. 12, 1. — Ders. (1921): Der Einfluß der Salze auf das Plasma von Actinosphaerium. Acta zoologica, Stockholm. — Ders. (1923): Der physikalische Zustand von Plasma und Zelle der Opalina. Arch. f. Protok. 46, 166. — Tschachotin, S. (1921): Les changements de la perméabilité de l'oeuf d'oursin localisés expérimentalement. Compt. rend. soc. biol.

Kleine Mitteilungen.

Nachtrag zum Aufsatz:

Mehrfaserige («polyine») subepitheliale Muskelzellen bei Hydromedusen (Carmarina)

in Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 93, Abt. I (1920), S. 456.

Von

Prof. W. J. Schmidt, Bonn, Zool. Institut.

(Eingegangen am 2. August 1923.)

Beim Lesen der Abhandlung von E. Rohde, »Der plasmodiale Aufbau des Tier- und Pflanzenkörpers« (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 120, S. 325—535 [1923]), wurde ich darauf aufmerksam, daß bereits früher *Sophie Krasínska* die in meinem in der Überschrift genannten Aufsätze mitgeteilten Tatsachen größtenteils beschrieben hat. In einer umfangreichen, mir damals leider entgangenen Untersuchung über die *Muskulatur* der Medusen, deren Inhalt allerdings aus dem sehr allgemein gehaltenen Titel »Beiträge zur Histologie der Medusen« (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 109, S. 258—348 [1914]) nicht zu entnehmen ist, berichtet diese Autorin u. a., daß in den Tentakeln von *Carmarina* — wie übrigens in der gesamten Muskulatur dieses Tieres — »auf einen Kern (bzw. auf eine Zelle, falls hier individualisierte Zellen vorkommen) viele Muskelfasern entfallen« (S. 312 a. a. O.). Ein Vergleich des Tentakelquerschnittbildes bei *Krasínska* (Abb. 15, Tab. VII a. a. O.) mit meiner diesbezüglichen Abbildung (Abb. 2, Tab. XXIII a. a. O.) läßt eine weitgehende Übereinstimmung der beiderseitigen Befunde erkennen, die mich um so mehr mit Befriedigung erfüllt, als mir, im Nachteil gegenüber der genannten Autorin, nur wenige Querschnitte zur Verfügung standen, wie ja meine Mitteilung nicht einer besonders darauf gerichteten Untersuchung, sondern gelegentlicher Beobachtung ihren Ursprung verdankte.

Während also hinsichtlich der Zugehörigkeit mehrerer kontraktile Fasern zu einem Myoblasten (s. u.) die gleiche Auffassung bei *Krasínska* und mir herrscht, gehen in bezug auf andere, an sich mehr untergeordnete Punkte die Meinungen auseinander. Wenn ich diese Verhältnisse im folgenden kurz bespreche, so geschieht es hauptsächlich um der ganz anderen Deutung wegen, die Rohde in seiner oben genannten Abhandlung den Befunden von *Krasínska* im Sinne seiner theoretischen Anschauungen geben zu dürfen glaubt, einer Deutung, auf die ich am Schlusse meiner Ausführungen eingehen werde.

Krasínska ist der Überzeugung, daß die Muskelzellen der Tentakeln bei *Carmarina* von der Tiefe der Muskelfalten bis zur Epitheloberfläche

reichen, also in *epithelialer* Lage verblieben sind. Diese Auffassung stützt sich vornehmlich auf Tentakellängsschnitte, an denen man verfolgen könne, daß die Zellmasse zwischen zwei Blättern der Stützlamellen sich kontinuierlich bis zur Oberfläche des Tentakels fortsetzte. Leider hat die Autorin keine Abbildung eines solchen Längsschnittes gegeben. Nach meinen Erfahrungen sind aber Längsschnittbilder sehr viel unübersichtlicher und schwieriger verständlich als Querschnitte und deshalb — so möchte ich glauben — hat *Krasińska* auf ihre zeichnerische Wiedergabe verzichtet. Ich dagegen nehme an, daß die Myoblasten (im allgemeinen) nicht mehr mit der Oberfläche des Tentakels in Berührung stehen, sondern *subepitheliale* Lage gewonnen haben. Zu einer solchen Deutung bestimmte mich vor allem die — neuestens wiederholte — Beobachtung auf Tentakelquerschnitten, daß die oberflächlichen Anteile des Ektoderms gegen die von den Stützleisten eingeschlossenen durch eine feinfibrilläre Schicht abgegrenzt sind, deren Übergang in die Stützleisten an manchen Stellen (Eisenhämatoxylinpräparate) deutlich zu verfolgen war, ja stellenweise zu einer Verbindung der freien Kanten benachbarter Stützlamellen führte. Gerade in dem letzten Falle, in dem die zwischen zwei Stützblättern gelegene Zellmasse gegen das Ektoderm — wenigstens im Niveau des betreffenden Schnittes — völlig abgesperrt ist, besteht ein kontinuierlicher Zusammenhang mit dem die Rinde des Tentakels bildenden Ektoderm nicht. Auch sah ich in einem Falle in einem der kleinen Räume, die durch Verschmelzen der Gabeläste der Stützblätter entstehen, einen allseits eingeschlossenen Myoblasten, der nach allen Seiten hin Fortsätze zu den Muskelzellen ausschickte. So gelangte ich zu einer Gliederung des Ektoderms in eine epitheliale und subepitheliale Schicht und sah die Myoblasten für subepithelial an, wenn ich auch mit der Möglichkeit rechnete (a. a. O., S. 468/69), daß einzelne von ihnen noch engere Beziehungen zur Ektodermoberfläche gewahrt hätten. Übrigens schränkt *Krasińska* selbst ihre Darstellung an späterer Stelle (S. 317, a. a. O.) insofern etwas ein, als im Manubrium und in den Tentakeln von *Carmarina* die Muskelzellen »mehr oder weniger vollständig« epithelial geblieben seien.

Krasińska konnte auf *Flächenschnitten* durch den Tentakel »deutliche Zellgrenzen . . . ohne Schwierigkeiten« feststellen; waren sie auch auf den genannten *Längsschnitten* nicht unterscheidbar, so sah die Autorin doch, daß hier jeder Kern in einem verdichteten Plasmastrang lag, der parallelfaserige Struktur zeigte und von außen nach innen zog. In dem oben erwähnten *Querschnittsbild* bei *Krasińska* ist eine Abgrenzung einzelner Zellkörper um die Myoblastenkerne herum nicht möglich und im Text wird nur gesagt (S. 312 a. a. O.), daß in dem faserigen plasmatischen Strang zwischen zwei Stützblättern zwei oder

drei ovale Kerne liegen. Trotzdem neigt die Autorin nach der Gesamtheit ihrer Befunde dazu, daß hier *individualisierte Myoblasten* vorliegen.

Eine solche Auffassung bestätigen meine Beobachtungen am Tentakelquerschnitt. Vergleiche ich meine diesbezüglichen Präparate mit der betreffenden Abbildung von *Krasińska*, so scheint mir, daß dieser Autorin die Gewebsmasse zwischen den Stützblättern etwas geschrumpft vorlag, überhaupt der Erhaltungszustand hinter dem meiner Präparate etwas zurücksteht. An diesen läßt sich nämlich, wie ich bereits früher mitgeteilt habe und gemäß erneuter Prüfung (an den mit *Delafields* Hämatoxylin, Eosin, Pikrinsäure-Wasserblau gefärbten Präparaten) bestätigt finde, erkennen, daß nicht nur die faserige Gewebsmasse in der Nähe der Kerne sich in einzelne Bündel gliedert, deren jedes auf einen Kern zielt, sondern daß zu jedem *Myoblastenkern* ein *spindelförmiger Zelleib* gehört, der sich vor allem vom Kern aus gegen das Zentrum des Tentakels hin verfolgen läßt (vgl. Abb. 4, Tab. XXIII a. a. O.). Nach außen hin hält es schwieriger, sich über die Ausdehnung des Zelleibes der Myoblasten zu vergewissern, und ich glaube, daß er im allgemeinen subepithelial, an der ektodermalen Rinde, sein Ende erreicht. Dem möge aber sein wie es wolle, da *Krasińska* für die etwaigen epithelialen Anteile dieser Zellen gute Abgrenzung nachgewiesen hat, ich aber die subepithelialen Abschnitte der Myoblasten deutlich gegeneinander gesondert finde, so bilden die Myoblasten im Tentakel von *Carmarina* kein Syncytium. Der Satz: »Die Muskulatur der Medusen setzt sich im allgemeinen aus einzelnen gut individualisierten Muskelzellen zusammen« (*Krasińska*), gilt vielmehr auch hier.

E. Rohde (a. a. O., S. 438f) glaubte aber die Mitteilungen von *Krasińska* im Sinne seiner Auffassungen verwerten zu können, daß der Tier- und Pflanzenkörper nicht zellig, sondern plasmodial aufgebaut sei und entstehe. Er schreibt nämlich (im Original gesperrt!): »Die Annahme von *Krasińska*, daß bei *Carmarina* individualisierte Zellen, sogenannte Myoblasten, vorliegen und daß auf je einen Kern bzw. eine Zelle mehrere Muskelfasern kommen, ist ganz willkürlich. Viel berechtigter nach den Abbildungen ist die Auffassung, daß eine einheitliche vielkernige Plasmamasse wie bei den Wirbeltieren vorliegt, zumal ja auch *Krasińska* betont, daß Zellen nicht zu unterscheiden sind . . .«

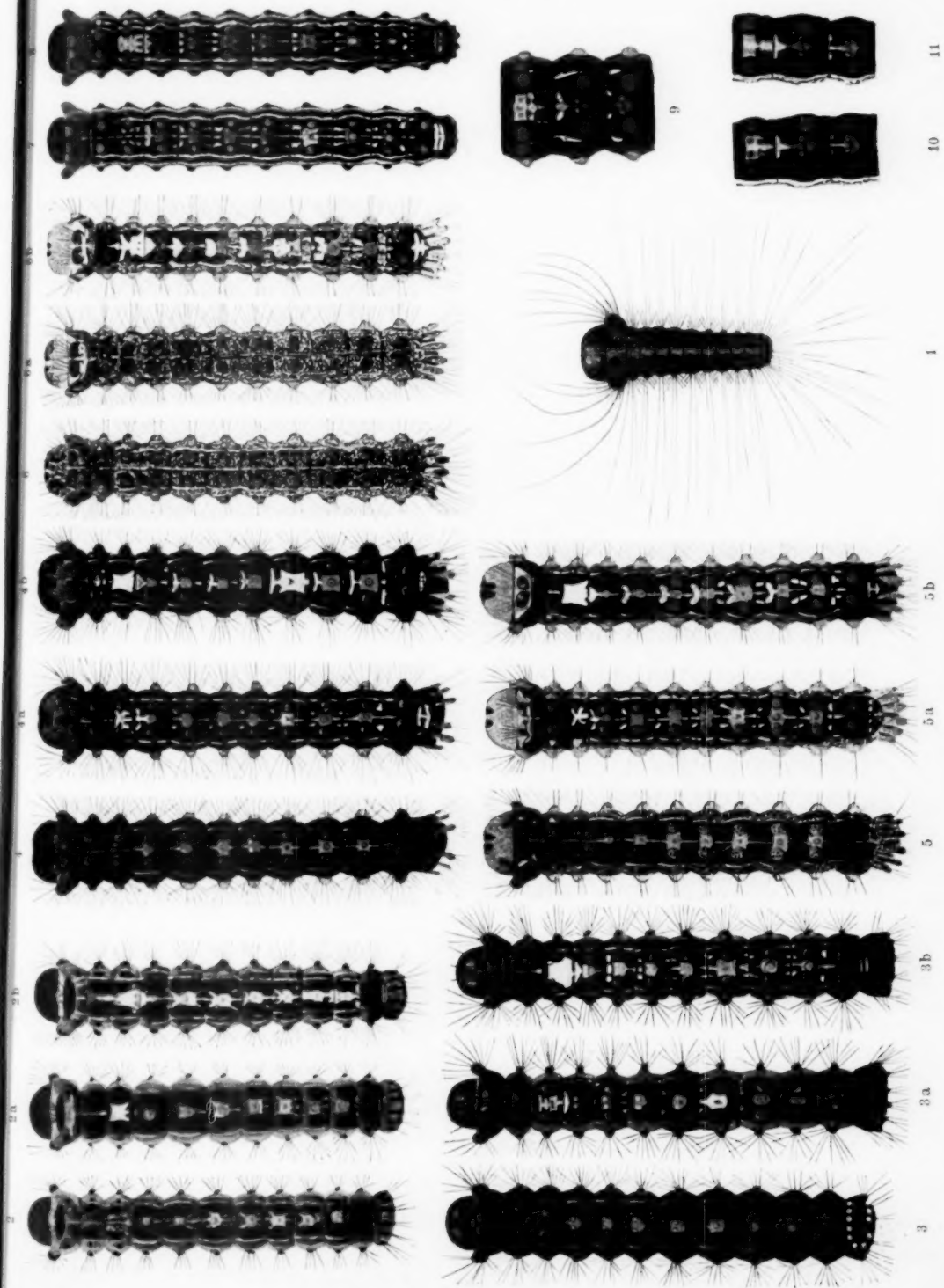
Meine vorstehenden bzw. in meinem diesbezüglichen Aufsatz enthaltenen Angaben, die gerade in den hier in Frage kommenden Einzelheiten über *Krasińskas* Darstellung hinausgehen, lehren aber, daß in den Tentakelmuskelzellen kein Syncytium vorliegt und also die Umdeutung *Rohdes* nicht zulässig ist. Nicht nur sind die Leiber der Myoblasten gut gegeneinander abgesetzt, sondern auch eine gruppenweise Zuordnung der kontraktile Fasern zu einzelnen Myoblasten ist in meinen Präparaten unverkennbar, wie ich das schon früher betont habe.

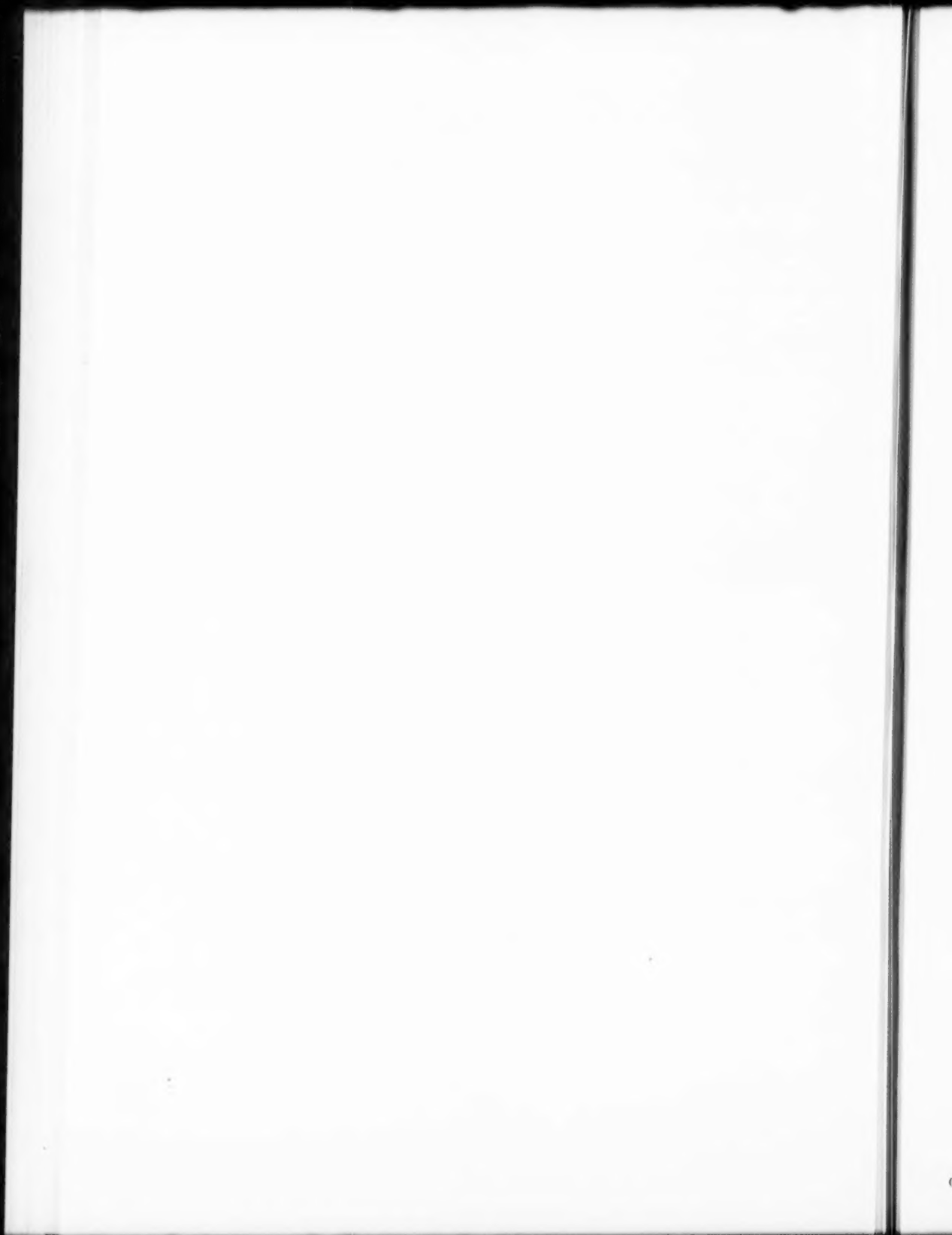
Berichtigung

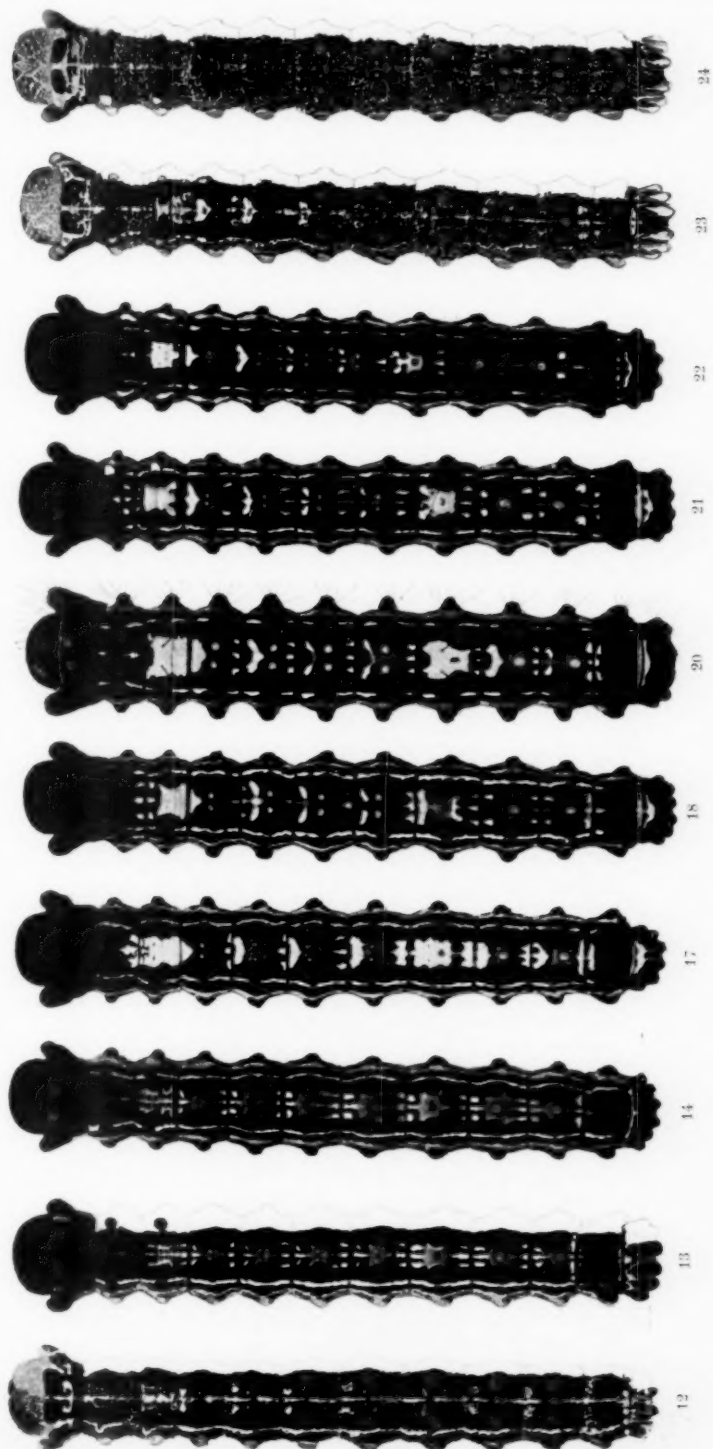
der Druckfehler in der Arbeit von *H. Spemann* und *H. Mangold*, „Über Induktion von Embryonalanlagen durch Implantation artfremder Organisatoren“ in Bd. 100, Heft 3/4 dieses Archivs.

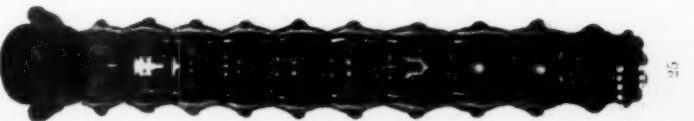
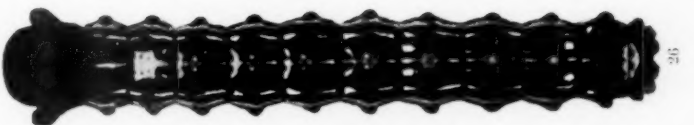
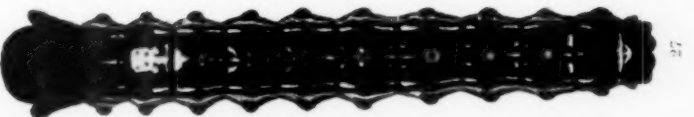
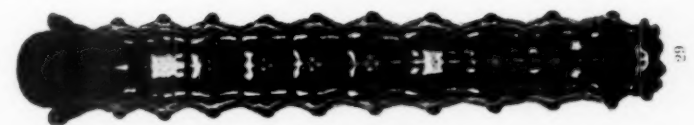
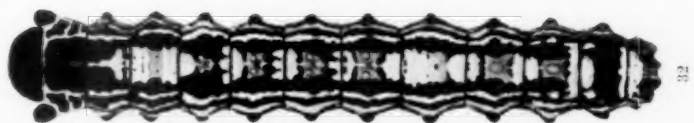
Es muß heißen:

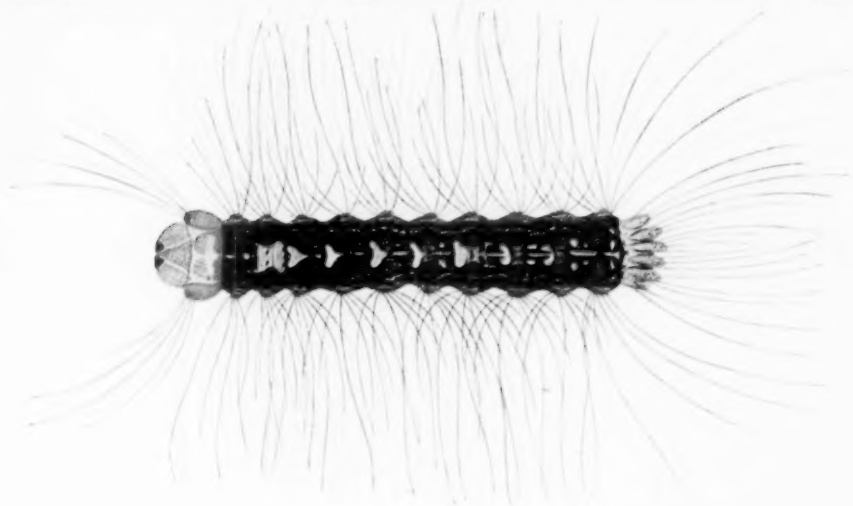
- S. 601, Z. 15 Präscholdt statt Präschold
 - S. 609, Z. 33 cristatus statt cirstatus
 - S. 614, Z. 8 „ „ „
 - S. 619, Z. 15 fehlt „es“
 - S. 623, Z. 16 Medullar-platte statt -latte
 - S. 634, Z. 16 Unzugänglichkeit statt Unzulänglichkeit
 - S. 635, Z. 11 Zellen statt Zel-en
 - S. 636, Z. 5 Seeigelkeim statt Seeiegelkeim
 - S. 626, Z. 32 muß es statt S. 18/19 heißen 616/617
 „ S. 33 „ 629.
-



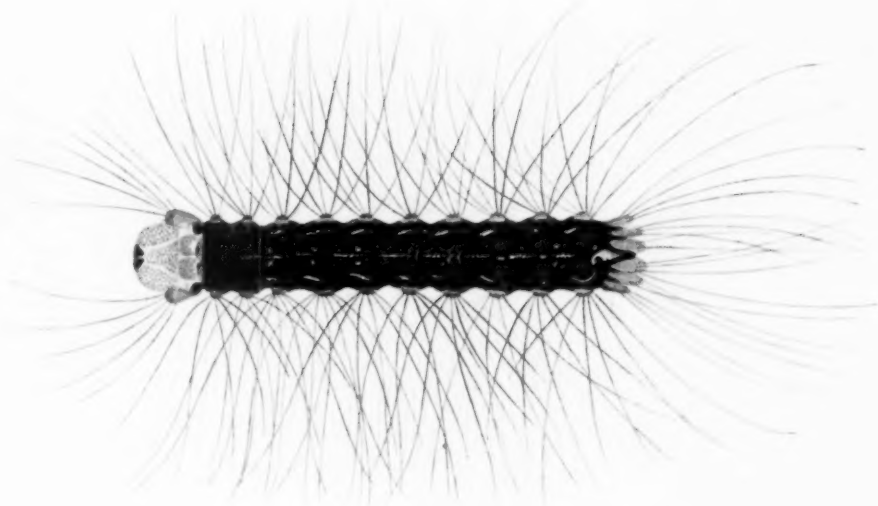




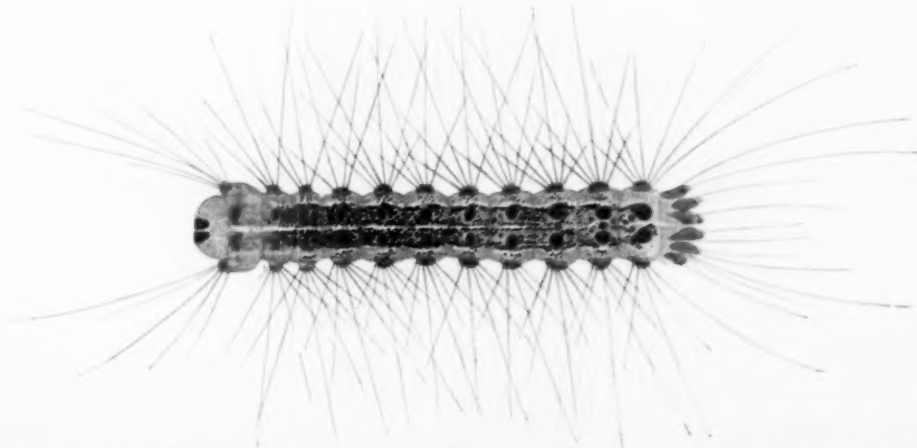




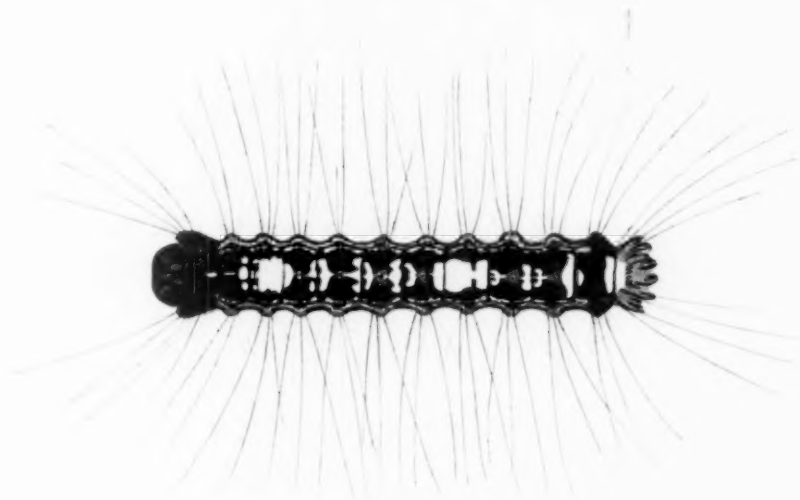
12



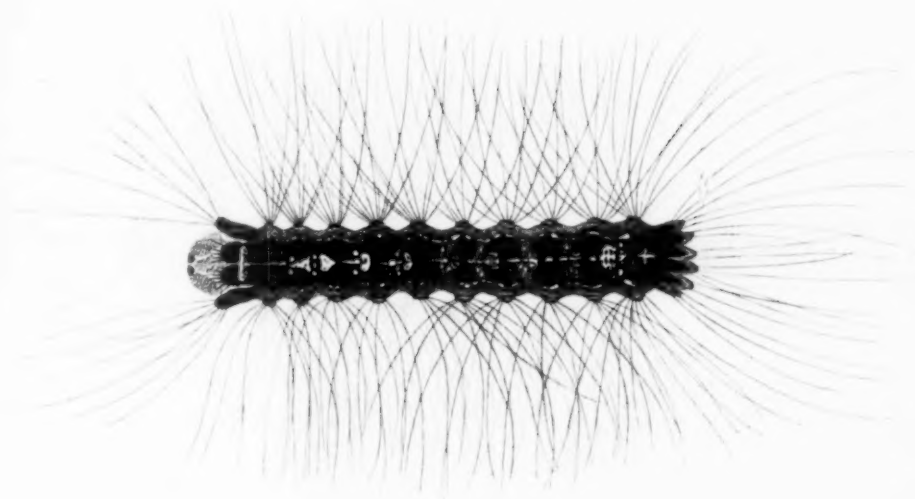
13



14



33



35